

**Mechanismen der Nahrungsselektivität
planktivorer Cypriniden**

Erik Bohl

1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551912_0038

DISSERTATIONS— UND FOTODRUCK FRANK oHG
8 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2 8 0 9 0 9 0

Mechanismen der Nahrungsselektivität
planktivorer Cypriniden

Dissertation der Fakultät für Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität München



Vorgelegt von
aus

Erik Bohl
München

Juni 1979



1. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs

2. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Siebeck

Tag der mündlichen Prüfung: 26. Juli 1979

Meiner Mutter in Dankbarkeit gewidmet

Herr Prof. J. Jacobs betreute diese Arbeit mit großem Engagement. Er ließ mir bei der Planung und Durchführung der Untersuchungen völlige Entscheidungsfreiheit und förderte durch stete Bereitschaft zu Beratung und Diskussion ihren Fortgang.

Zahlreiche wertvolle Anregungen verdanke ich meinem Freund Dr. A. Seitz, sowie den Kollegen im Zoologischen Institut in der Seidlstraße in München. Bei der Anfertigung der Graphiken leistete FrI. J. Lück wertvolle Hilfe.

Herr Prof. J. Hrbáček (Prag) war so freundlich, eine exakte Bestimmung der Daphnienarten vorzunehmen.

Nur durch die aktive Unterstützung des Sportfischereiver-eines "die Gesplißten" e. V., insbesondere durch die leb-hafte Anteilnahme von Herrn Dr. Seling, konnten die Frei-landarbeiten erfolgreich durchgeführt werden.

Bei vielerlei Problemen halfen mir Herr Schrank und Herr Wörthmann. Nicht zuletzt habe ich Herrn Dr. A. Melzer zu danken, dessen gründliche limnologische Vorarbeit mit vieles erleichterte.

Inhalt

	Seite
1 Einführung	1
2 Die Tagesrhythmik der Raumverteilung und Nahrungsaktivität der Fische	4
2.1 Material und Methoden	4
2.1.1 Das Untersuchungsgebiet	4
2.1.2 Die Lokalisation der Fische mit dem Echographen	6
2.1.3 Planktonanalyse	8
2.1.4 Analyse der Fischdarm-Inhalte	8
2.2 Ergebnisse	10
2.2.1 Aufenthaltszeiten der Fische im Pelagial	10
2.2.2 Die räumliche Verteilung der Fische	19
2.2.3 Die Freßaktivität der Fische	31
2.2.3.1 Laborversuche zur Darmfüllung und Verdauungsgeschwindigkeit	31
2.2.3.2 Freilandbefunde	34
2.2.4 Jahreszeitlicher Aspekt	37
2.3 Diskussion	38
3 Die einzelnen Mechanismen der Nahrungsselektivität	44
3.1 Material und Methoden	44
3.1.1 Freilandarbeiten	44
3.1.2 Laborarbeiten	46

	Seite
3.2	Ergebnisse 49
3.2.1	Selektion durch die Aufenthalts- und Aktivitätsrhythmik der Fische 49
3.2.2	Selektion durch die Wahrnehmbarkeit der Plankter 51
3.2.2.1	Die Orientierungsweise der Fische 51
3.2.2.2	Selektion durch Sichtbarkeit 53
3.2.3	Selektion durch die Flucht- fähigkeit der Plankter 57
3.2.4	Die aktive Selektivität der Fische 59
3.2.4.1	Selektivitätsindex D 61
3.2.4.2	Selektionskriterien 63
3.2.4.3.	Dichteabhängigkeit der Selektivität 68
3.2.4.4	Die Abhängigkeit des Selektivitäts- index von der Größe der Fische 73
3.2.4.5	Die Abhängigkeit des Selektivitäts- index von der Fischart 74
3.2.4.6	Die Abhängigkeit des Selektivitäts- index von den relativen Abundanzen der Planktonarten 76
3.3	Diskussion 84
4	Zusammenfassung 94
5	Literatur 97

1 Einführung

Die Regulation und Stabilität von Zooplankton-Gesellschaften in Seen ist in den letzten Jahren Gegenstand regen Interesses geworden. Zahlreiche Versuche wurden unternommen, das "Paradoxon des Zooplankton" (Hutchinson 1961), also die Koexistenz verschiedener tierischer Planktonarten trotz ihrer unterschiedlichen Reproduktionsraten und ihrer gegenseitigen Konkurrenz um Nahrung und andere Faktoren, zu erklären.

Eine Reihe dieser Erklärungsversuche basiert auf der Annahme von artspezifisch unterschiedlichen Mortalitäten durch selektiv wirkende Freßfeinde. In den Seen der gemäßigten Zone kommen als Räuber des Zooplankton neben evertebraten Tieren (Copepoden, Chaoboriden u. a.) in erster Linie Fische in Betracht, in kleineren Seen überwiegend Jugendstadien der Gruppe der Cypriniden.

In Laborstudien konnte gezeigt werden, daß verschiedene Fischarten in der Lage sind, aus einem gemischten Planktonangebot sowohl nach Arten (Kucklentz 1975, Stenson 1976, Jacobs 1978 b), als auch nach Größe der Beute (Werner und Hall 1974, Bohl 1974, O'Brian 1976) aktiv auszuwählen. Andere Autoren schließen aus Freilanduntersuchungen mit Hilfe von Mageninhaltsanalysen von Fischen oder Beobachtung der Dichte und Zusammensetzung des Planktons unter Beachtung der Fischdichten auf eine selektive Wirkung der Fische als Räuber (Hrbáček 1960, Zaret und Kerfoot 1975, Seitz

1977)). Diese und andere Arbeiten liefern Indizien dafür, daß ein wesentlicher Teil der selektiven Wirkung der Fische durch wirklich aktives Auswählen aus einem bestimmten Angebot an Plankton zustande kommt.

Wunder (1932) allerdings zeigt an jungen Karpfen ein absolut unselektives Freßverhalten und erklärt selektive Effekte mit der heterogenen Verteilung der verschiedenen Planktonarten im Raum. Strickler (1978) demonstriert die Möglichkeit einer selektiven Räuberwirkung allein schon durch die unterschiedliche Fähigkeit der Plankter, sich durch Flucht den Fischen zu entziehen. Diese und andere Eigenschaften von Räuber, Beute und Umwelt führt Jacobs (1978 a) auf, mißt ihnen in seinem Modell aber weniger Bedeutung bei als der aktiven Selektivität, da sie keine Möglichkeit der Rückkoppelung und damit der Regulation der Planktonzusammensetzung erkennen lassen.

Da das Zooplankton im See nicht homogen verteilt ist, sondern in arten- und altersstadienspezifischer Schichtung auftritt, die sich zudem tageszeitlich im Zuge der Vertikalwanderung verändert, ist es für Studien über den Mechanismus der Beute-Selektivität von entscheidender Bedeutung, zu wissen, wann und wo im See die Fische tatsächlich fressen. Die Untersuchungen von Seitz (1977) zeigen, daß die Dichte der Fische im Pelagial, und damit der auf das Plankton wirkende Räuberdruck, einer strengen Tag-Nacht-Rhythmik unterliegt. Aufbauend auf diesen Befunden ist es das Ziel dieser Studie, zu prüfen, welche Mechanismen der Nahrungsselektivität der Fische im Zooplankton sich in Laborexperi-

menten und besonders auch in typischen Seen der gemäßigten Zone selbst demonstrieren lassen. Es wurde dabei besonderer Wert darauf gelegt, mit Fischen zu arbeiten, die in diesen Seen als Planktonräuber wesentliche Bedeutung haben, nämlich Jugendstadien verschiedener Cyprinidenarten.

Ein Teil der Arbeit wird dabei der Frage zugeordnet, welcher Rhythmik Freßaktivität und räumliche Verteilung der Fische im See unterliegen, da dies entscheidend dafür ist, welche Kombinationen und Arten von Zooplankton den Fischen unter welchen für ihre Orientierung wesentlichen physikalischen Bedingungen zur Verfügung stehen.

Dieser wesentliche Aspekt ist der Ausgangspunkt für den zweiten Teil der Untersuchung, der sich der einzelnen Betrachtung von Phänomenen widmet, durch die im Zooplankton eine selektive Wirkung der Fische als Räuber entsteht.

2 Die Tagesrhythmik der Raumverteilung und Nahrungsaktivität der Fische

2.1 Material und Methoden

2.1.1 Das Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet wurden die Osterseen ausgewählt, eine Gruppe von etwa 20 kleinen Todeis-Seen in der Größenordnung von 1 ha bis 120 ha, mit maximalen Tiefen zwischen 4 und 30 m, südlich des Würmsees in Oberbayern ($44^{\circ} 48'$ östl. Länge, $52^{\circ} 94'$ nördl. Breite). Abb. 1 und Tab. 1 geben eine Übersicht. Die Seen weisen eine weite Palette verschiedener Eutrophierungsstufen, und damit eine große Vielfalt physikalischer und biotischer Eigenschaften zu vergleichenden Untersuchungen auf (Melzer 1976). Sie sind fast alle durch meist natürliche Kanäle verbunden und somit gut per Boot zu erreichen. Die günstige Morphologie der einzelnen Seen ermöglichte es, für die Lotungen mit dem Echographen jeweils die Längsachse auf geradlinigen Kursen so zu befahren, daß sowohl die Seemitte als auch die tiefste Stelle, und damit alle wesentlichen Zonen des Sees, erfaßt wurden. Die so festgelegten Kurse wurden während des ganzen Untersuchungszeitraumes (März 1976 bis März 1978) beibehalten.



Abb. 1. Geographische Übersicht der Osterseen

Tabelle 1. Einige Angaben über die bearbeiteten Seen

See	Oberfl. (ha)	max. Tiefe (m)	mittl. Tiefe (m)	Tiefe O_2 -Mangel im Sommer ab (m)	Vollzirkulation 1976 bis 1978	Fische /m ²
Fischkaltersee	3,38	11,8	5,7	4	nein	1,98
Staltacher Schiffhüttensee	3,00	10,7	4,9	-	ja	1,94
Bräuhausee	5,15	12,7	5,6	6,5	ja/nein*	1,24
Eishausee	7,72	19,4	6,6	9,5	nein	2,64
Fohnsee	21,19	24,0	10,8	16,5	ja	2,02
Sengsee	5,43	15,1	7,2	8,5	ja	1,59
Ostersee	119,23	29,7	11,7	17,5	ja	1,37
Ameissee	3,76	18,8	9,2	15,5	ja	1,12

(Flächen- und Tiefenangaben nach Zorell 1941 und Melzer 1976, etwas verändert. Die angegebenen Fischdichten sind Durchschnittswerte nach Echographenaufzeichnungen der Jahre 1976 bis 1978).

* Vollzirkulation nur bis Frühling 1977.

2.1.2 Die Lokalisation der Fische mit dem Echographen

Die Position der Fische im Freiwasser wurde mit einem Echographen vom Typ LAZ 51 mit Keramik-Schwinger LSE 140 (Electroacoustik GmbH Kiel) bestimmt, indem zu verschiedenen Zeiten die Seen auf den festgelegten Routen abgefahren wurden. Die Echogramme wurden auf einem Digitalisiergerät (Aristogrid) abgetastet und die Raumposition der Fische (Tiefe und Uferabstand) auf Lochstreifen gebracht, die dann im Leibnitz-Rechenzentrum (Cyber 175) in München ausgewertet wurden. Da mit dem Echographen in der Ufervegetation verborgene Fische nicht erfaßt werden können, und nur die im Pelagial befindlichen Tiere berücksichtigt werden sollten, wertete ich nur diejenigen Fische aus, die sich in Zonen von mindestens 5 m Wassertiefe aufhielten.

Die Richtcharakteristik des Lotschwingers ermittelte ich nach der Methode von Seitz (1977) mit einem frisch getötenen Fisch (Länge 5 cm), der in verschiedenen Tiefen und horizontalen Entfernungen vom Schwinger im Wasser aufgehängt wurde. Ich registrierte, in welcher Tiefe für die jeweilige horizontale Entfernung gerade noch ein Impuls auf dem Gerät erschien. Es ergab sich, daß der Lotstrahl nicht in allen Tiefen eine gleich große Fläche erfaßte, sondern sich in einem Winkel von ca. 8° nach unten öffnete. Die vom Lotstrahl erfaßte Breite in der jeweiligen Tiefe folgte der Funktion:

$$B_T = B_0 + T \cdot 0,196$$

B_T : erfaßte Breite bei der Tiefe T (m)

B_0 : erfaßte Breite bei der Tiefe 0 (m)

T : Tiefe (m)

Zur Bestimmung der absoluten Fischdichten muß also jeweils die Anzahl der in der Tiefe T auf dem Echogramm registrierten Fisch-Impulse durch Multiplikation mit dem Faktor

$$\frac{B_0}{B_T}$$

korrigiert werden.

Die reale Anzahl N der Fische pro m^2 errechnet sich somit aus der Beziehung:

$$N = \frac{\sum_{T_1}^{T_n} \frac{B_0}{B_T}}{B_0 \cdot L}$$

L : Länge des durchfahrenen Transsektiv (m)

T_1 bis T_n : Tiefe der einzelnen Fischimpulse nach Echogramm (m)

Fische in einer Tiefe von weniger als 0,4 m konnten vom Echographen nicht erfaßt werden. Da sich nach Beobachtungen in dieser Tiefe nur eine unwesentliche Anzahl von Fischen aufhielt, wurde dieser Fehler vernachlässigt.

2.1.3 Planktonanalyse

Zur Erfassung der Vertikalverteilung des Zooplankton wurden mit einer Handpumpe (Leistung ca. 50 L/min) Wasserproben von 10 bzw. 20 Litern zu verschiedenen Zeiten aus verschiedenen Tiefen (in Schritten von 1 m) entnommen, das Plankton durch 50 μ m-Gaze herausgefiltert und in 6 %iger Formaldehyd-Lösung mit Zuckerzusatz fixiert. Im Labor wurden die Proben nach Arten getrennt ausgezählt.

2.1.4 Analyse der Fischdarm-Inhalte

Um den Tagesgang der Freßaktivität der Fische zu untersuchen, fing ich zu verschiedenen Tageszeiten Fische, am Ufer oder aus den mit dem Echographen ermittelten Tiefen im Pelagial mit dem Schleppnetz (Öffnung 110 x 60 cm, Tiefe 160 cm, Maschenweite 5 mm), und prüfte die Magen-Darm-Inhalte auf ihren Verdauungszustand und den Füllungsgrad der Därme. Die hier behandelten Cypriniden besitzen keinen eigentlichen Magen, sondern einen Z-förmig gewundenen Magen-Darmtrakt. Jedes der drei geraden Stücke dieses "Z" wurde einzeln ausgewertet, die Daten für jeden Fisch gemittelt. Für die Parameter Füllung und Verdauungsgrad stellte ich jeweils eine Skala von fünf gut unterscheidbaren Stufen auf. Da die Hauptmasse der in den Därmen enthaltenen Plankter von den Cladoceren gestellt wurde (*Daphnia* und *Bosmina*), maß ich den Fortgang der Zersetzung an dieser Gruppe:

Verdauungsstufen:

- 9 -

- 0, Tiere intakt, höchstens Körper gequetscht, Spina und Antennen meist noch am Tier.
- 1, Antennen meist abgelöst, bräunliche Farbe, zahlreiche Fetttröpfchen.
- 2, Körper aus dem Carapax gelöst, Auge ausgedaut.
- 3, Helm meist vom übrigen Carapax getrennt, Körper und Antennen nur noch als Fragmente.
- 4, Homogene, unstrukturierte Masse, bestenfalls stark durchsichtige Antennen- und Carapax-Fragmente vereinzelt erkennbar.

Da die untersuchten Fische von sehr unterschiedlicher Größe waren (ca. 20 bis 120 mm lang), und die in den Därmen befindlichen Plankter ebenfalls in der Größe stark variierten (0,2 bis ca. 3 mm), war es nicht sinnvoll, die Darmfüllung an absoluten Individuenzahlen zu messen. Statt dessen teilte ich folgende Füllungsstufen ein:

Füllungsstufen:

- 0, Darm völlig leer.
- 1, Darmwand eingefallen, nur einzelne isolierte Portionen von Nahrungsbrei, die nicht den ganzen Querschnitt ausfüllen, nicht in der ganzen Darmlänge.
- 2, Lockere Füllung auf der ganzen Länge, Querschnitt nicht voll erfüllt, Wand noch stellenweise eingefallen.
- 3, Keine erkennbaren Hohlräume, Inhalt locker, läßt sich beim Öffnen leicht zerteilen.

- 4, Darmwand straff gespannt, Inhalt gepreßt, quillt beim Einritzen der Wand heraus.

Um die Anwendbarkeit dieser Einteilungen zu überprüfen, fütterte ich je 30 Elritzen (*PHOXINUS LAEVIS*) bei 5 °C, 12 °C und 20 °C bis zur Sättigung mit *DAPHNIA CUCULLATA*, und überprüfte zu verschiedenen Zeiten nach der Fütterung den Fortgang der Verdauung an je 5 Fischen. Elritzen standen zum Zeitpunkt dieser Experimente in größerer Anzahl zur Verfügung als die behandelten Cypriniden aus dem See. In Kontrollversuchen mit Plötzen (*RUTILUS RUTILUS*) zeigten sich keinerlei Unterschiede im Fortgang der Verdauung.

2.2 Ergebnisse

2.2.1 Aufenthaltszeiten der Fische im Pelagial

Fänge mit dem Schleppnetz aus dem Pelagial der Seen ergaben, daß es sich bei den hier anzutreffenden Fischen fast ausschließlich um ein- bis viersömmerige Vertreter der Arten *ALBURNUS ALBURNUS*, *SCARDINIUS ERYTHROPTALAMUS*, *RUTILUS RUTILUS* und *ABRAMIS BRAMA* handelte (siehe Tabelle 2). In nur drei von über achtzig nächtlichen Fängen wurden auch einige junge Barsche (*PERCA FLUVIATILIS*) gefunden.

Tabelle 2. Artenhäufigkeiten und Größen der gefangenen Fische

See	Scardinus a.	Rutilus r.	Abramis b.	Alburnus a.	durchschnittl. gefangene Länge	Fische
Fischkellersee	%	33,8	44,7	17,6	2,4	209
mittl. Länge		61 ± 19	62 ± 18	51 ± 14	78 ± 17	63
Schiffhüttensee	%	69,8	22,2	6,3	1,6	104
Länge		48 ± 22	68 ± 19	50 ± 6	54 ± 4	55
Bräuhäussee	%	33,9	54,2	10,2	1,7	128
Länge		44 ± 18	53 ± 11	49 ± 5	53 ± 4	50
Fischhaussee	%	32,1	43,4	22,6	1,9	116
Länge		56 ± 22	62 ± 25	40 ± 5	68 ± 9	56
Rohrsee	%	40,0	54,3	4,8	0,9	190
Länge		64 ± 17	61 ± 16	66 ± 32	79 ± 30	67
Sengsee	%	35,3	54,9	7,8	1,9	104
Länge		43 ± 14	44 ± 15	55 ± 25	67 ± 12	52
Otterssee	%	48,1	35,2	11,1	5,5	110
Länge		77 ± 21	55 ± 18	59 ± 16	74 ± 10	66
Amelssee	%	44,0	38,6	8,0	9,3	180
Länge		61 ± 17	55 ± 19	38 ± 7	44 ± 16	49
durchschn. Länge		57	57	51	65	57
						Längen in mm

Die relativen Häufigkeiten und Größenverteilungen aus der Tabelle 2 können jedoch nicht als für den jeweiligen See repräsentativ angesehen werden, da die Methode des Schleppnetzfanges sicher nicht unselektiv war. Mit zunehmender Größe gelang es den Fischen leichter, aus dem Wirkungsbereich des Netzes zu entkommen, kleine Fische (unter ca. 25 mm Länge) glitten leicht durch die Maschen, sofern sie nicht durch die Strömung mit der Körperseite an das Netz gepreßt wurden. Somit waren in den Fängen Fische mittlerer Größe (etwa 40 bis 70 mm) selektiv stärker vertreten, eine genaue Abschätzung dieses Fehlers war jedoch nicht möglich.

Insgesamt bewegte sich das Größenspektrum der gefangenen Fische zwischen ca. 20 und 120 mm.

Bereits Vorversuche bestätigten die Daten von Seitz (1977) bezüglich der Fischverteilung. Das Pelagial ist während des Tages nahezu frei von Fischen. Obwohl es nicht möglich ist, die Art der mit dem Echographen erfaßten Fische zu bestimmen, spricht vieles dafür, daß die wenigen bei Tag im Freiwasser angetroffenen Fische nicht Jungfische der behandelten Arten, sondern ältere Exemplare sowie Karpfen, Hechte u. a. sind, die für das Plankton keine Rolle spielen. Lotungen während der Nacht hingegen zeigen große Mengen von Fischen, die sich in Form von nach oben und unten deutlich abgrenzbarer Schichten über die gesamte Fläche des Sees ausbreiten (Abb. 2).

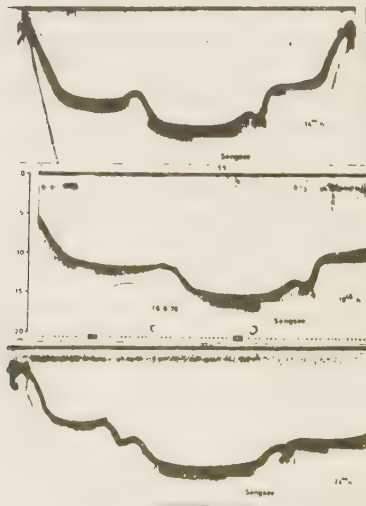


Abb. 2.
Echogramme eines Sees
zu verschiedenen Tages-
zeiten. Die horizontale
Wanderung der Fische
ist zu erkennen.
(Durchmesser des Sees
ca. 275 m).

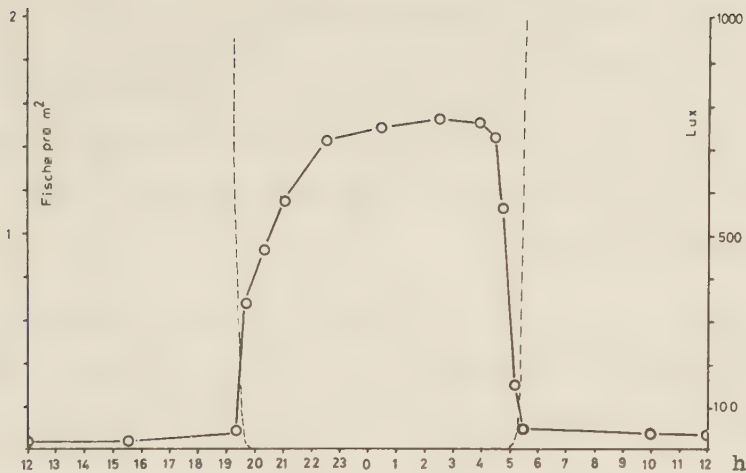


Abb. 2

Beispiel eines Tagesverlaufes der Fischdichte im Pelagial (Pischkatersee 18.5.1976). Die unterbrochene Linie zeigt die Lichtintensität unmittelbar unter der Wasseroberfläche.

Abb. 3 zeigt beispielhaft einen Tagesgang der Anzahl der im freien Wasser befindlichen Fische pro m^2 Seeoberfläche im Frühling. Derartige Verteilungen wurden bei zeitlich dichten Lotungen während des gesamten Sommerhalbjahres in über 45 Nächten an allen Seen gefunden. Zum Vergleich ist der Verlauf der Lichtintensität (gemessen unmittelbar unter der Wasseroberfläche) aufgezeichnet. Die Wanderung ins Pelagial beginnt kurz nach Sonnenuntergang, der Aufenthalt dauert die ganze Nacht bis zur ersten Morgendämmerung. Wie aus Abb. 2 ersichtlich, handelt es sich dabei, anders als bei vielen Arten des Zooplankton (Siebeck 1960, McNaught und Hasler 1964), um eine horizontale Bewegung von und zum

Ufer. Abb. 2 stellt insofern einen Idealfall dar, als hier die Einwanderung in radiärsymmetrischer Form wie eine Irisblende erfolgt. Die Verteilung der Fische während des Tages am Ufer ist jedoch meist sehr heterogen, bestimmte Regionen (Zuflußbereiche, Schilfzonen usw.) werden bevorzugt aufgesucht, so daß die Fische nicht aus allen Richtungen in gleicher Zahl kommen.

Insgesamt 795 Echolotungen wurden zwei Jahre hindurch an 8 der Osterseen durchgeführt, soweit es die meist sehr lange winterliche Vereisung zuließ (etwa Mitte Dezember bis Ende März). So konnte festgestellt werden, daß die Dauer des Aufenthaltes der Fische im Freiwasser in sehr strikter Weise mit der Länge der Nacht (hier gemessen als die Zeit zwischen Sonnenunter- und -aufgang) korreliert ist ($r = 0,97$; $p < 0,005$) (Abb. 4). Die **Steigung** der Regressionsgeraden beträgt 1,0, eine Verlängerung der Nacht um eine Stunde bewirkt also eine Verlängerung des Aufenthaltes um ebenfalls eine Stunde, wobei allerdings in allen Fällen die Aufenthaltsdauer kürzer als die gemessene Länge der Nacht war.

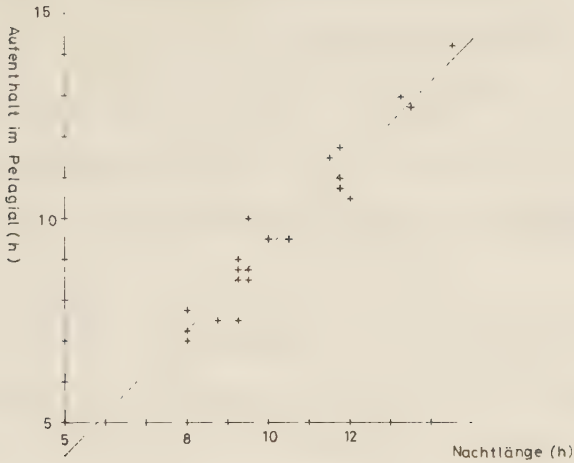


Abb. 4. Die Beziehung zwischen Nachtlänge und Aufenthaltsdauer der Fische im pelagial (gemessen als die Zeit des Aufenthaltes von über 10% der maximalen Fischdichte).

Dieser Befund zeigt, daß nicht eine endogene Rhythmik für die Dauer des Pelagialaufenthaltes verantwortlich sein kann. Vielmehr müssen externe Auslöser wirksam sein, und zwar, soweit ersichtlich, die Veränderung der Lichtintensität.

Messungen ergaben, daß die Änderung der Lichtintensität gegen die Zeit während des Sonnenauf- und -unterganges nicht linear verläuft, sondern angenähert der Funktion

$$I_t = I_0 \cdot e^{b \cdot t}$$

folgt.

I_t : Intensität zur Zeit t
 I_0 : Intensität zur Zeit 0
 t : Zeit (min)

Der Koeffizient b ist also ein Maß für die prozentuale Änderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität.

Abb. 5 stellt sehr grob vereinfacht einen Tagesgang dieser Änderungsgeschwindigkeit b des Lichtes dar. Die schnellste Lichtänderung tritt während Sonnenauf- und Sonnenuntergang ein, etwa also zu den Zeiten, da die Fische das Pelagial verlassen bzw. aufsuchen.

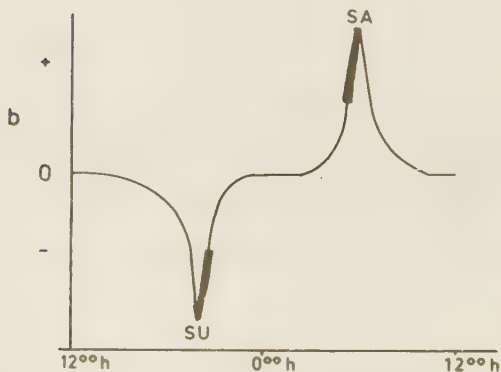


Abb. 5:
Tagesgang der relativen Änderungsgeschwindigkeit b der Lichtintensität, stark idealisiert (Dicke Linien: Kurvenabschnitte, aus denen die gemäß der Gleichung auf S. 15 berechneten b -Werte gemittelt wurden. SU = Sonnenuntergang, SA = Sonnenaufgang).

Um zu testen, ob diese Änderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität das Wanderverhalten der Fische beeinflusst, verglich ich die mittleren b -Werte der Zeitspanne von etwa 1,5 Stunden vor Sonnenaufgang bis Sonnenaufgang sowie die Zeit von Sonnenuntergang bis ca. 1,5 Stunden danach mit der Geschwindigkeit der Ab- bzw. Zunahme der Fischdichte im Freiwasser.

Nach Abb. 6 ist b signifikant korreliert mit der Geschwindigkeit der Zunahme der Fische abends im Pelagial bzw. ihrer Abnahme morgens. Diese Beziehung gilt für den Bereich von 10^{-2} bis 10^{+3} Lux.

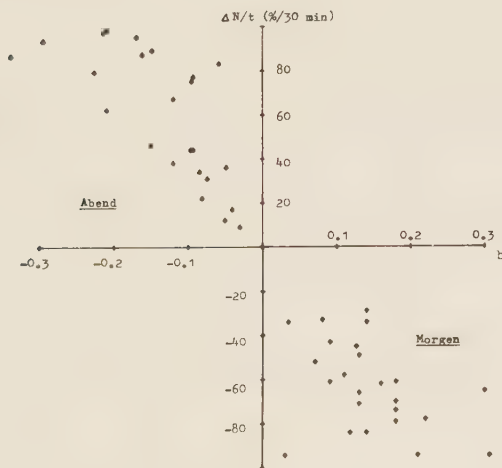


Abb. 6.

Geschwindigkeit der Veränderung der relativen Fischdichte ΔN in Abhängigkeit des Exponenten b der Lichtänderung (Siehe S. 15).

Korrelationsdaten für Abend : $r = -0,71$; $p = 0,001$
für Morgen : $r = -0,41$; $p = 0,05$

Die Geschwindigkeit der Lichtveränderung in den Dämmerungszeiten beeinflusst somit offenbar die Geschwindigkeit der Fischwanderung, die zu Zeiten langer Dämmerung (Bewölkung, Frühjahr, Herbst) langsamer erfolgt als bei klarem Himmel oder im Hochsommer.

Um ein Maß für die absolute Wandergeschwindigkeit der Fische zu erhalten, registrierte ich die Bewegung des horizontalen Schwerpunktes der Fische pro Zeit, wobei ich wegen der nur mehr oder weniger symmetrischen Einwanderung von allen Ufern nur die Verhältnisse zwischen einem Ufer und der Seemitte heranzog. Als Schwerpunkt wurde diejenige Entfernung vom Ufer genommen, innerhalb der sich die Hälfte der Fische des (halben) Sees befand. Ein typisches Beispiel zeigt Abb. 7. Bereits innerhalb von 20 Minuten erreichte hier der Schwerpunkt die Mitte der Seehälfte, was in diesem Fall einer Geschwindigkeit von 3,3 m/min entspricht. Insgesamt wurden an 24 Abenden Geschwindigkeiten zwischen 2,2 und 7,6 m/min gemessen, wobei zwischen den einzelnen Seen kein statistisch signifikanter Unterschied festgestellt wurde. Über die Geschwindigkeit der morgendlichen Abwanderung liegen zu wenige Daten für gesicherte Aussagen vor, die Größenordnung entspricht jedoch der der abendlichen Bewegung.

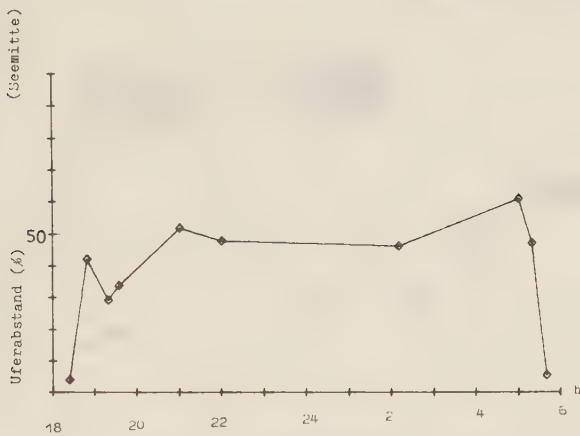


Abb. 7.

Horizontale Bewegung des Schwerpunktes der Fische.

Bei Uferabstand = 50% ist die Mitte des (halben Sees erreicht. (Bräuhausee 24.5.1977).

2.2.2 Die räumliche Verteilung der Fische

Die nächtlichen Fisch-Horizonte können auch in unmittelbar benachbarten Seen zur gleichen Zeit bezüglich ihrer Tiefe und vertikalen Ausdehnung sehr verschieden sein (Abb. 8).

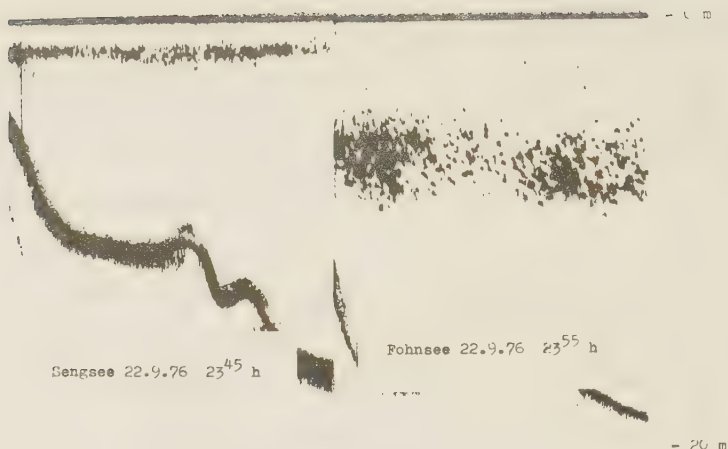


Abb. 8.

Fischeinschichtung in zwei benachbarten Seen zur gleichen Zeit. (Gleicher Abbildungsmaßstab).

Da in den meisten Fällen Fischfänge mit Schlepp- oder Stellnetzen keine deutlichen Unterschiede in Artenzusammensetzung und Altersstruktur der Fische ergaben, muß die unterschiedliche Einschichtung durch andere Parameter bestimmt sein. Da es sich bei der nächtlichen Wanderung um eine Bewegung zur Nahrungsaufnahme handelt (siehe 2.2.3), liegt zunächst die Vermutung nahe, daß sich die Fische entsprechend ihrer Beute einschichten. In einer Vielzahl von Fällen konnte eine solche Beziehung jedoch nicht gefunden werden (Abb. 9).

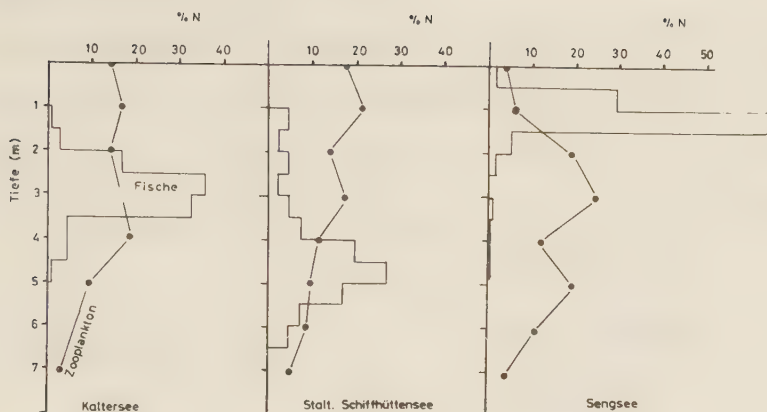


Abb. 9. Vertikalverteilung von Fischen und Zooplankton
22. Aug 1976 22 - 24 h

Als Zooplankton wurden bei dieser Betrachtung alle Arten erfaßt, die beim Filtern durch 50 μm -Gaze zurückblieben, wobei die kleinsten Tiere Rotatorien der Gattungen Keratella, Polyarthra und Filina, sowie Nauplius-Larven der Copepoden waren.

Die vertikale Lage der Fisch-Schicht wurde während der Haupt-Freßphase ebenso im Bereich des Plankton-Maximums (Abb. 9 Kaltersee), als auch unterhalb (Staltacher Schiffhüttensee) und oberhalb (Sengsee) in der gleichen Nacht angetroffen. Auch der Vergleich mit der Vertikalverteilung der bevorzugten Planktonarten (DAPHNIA HYALINA, GALEATA, CUCULLATA und BOSMINA LONGIROSTRIS) zeigten keinen deutlichen Zusammenhang. Ebenfalls keine Beziehung konnte mit der

Temperatur- und Sauerstoffschichtung gefunden werden. Dadurch, daß sich die Fische nachts in relativ oberflächennahen Schichten aufhielten (zwischen 0,8 und 10 m Tiefe) gelangten sie zwangsläufig in warme und sauerstoffreiche Zonen, keinesfalls aber bewegten sie sich auf Isothermen oder etwa in Schichten maximaler Sauerstoffsättigung. In allen Fällen lag die von den Fischen aufgesuchte Tiefe über der Sprungschicht, falls eine solche ausgebildet war.

Da die Rhythmik der nächtlichen Wanderung vom Licht abhängig ist, lag die Vermutung nahe, daß auch die Art der Einschichtung lichtabhängig sei.

Neben der Lichtintensität auf der Oberfläche bestimmt die Transparenz des Wassers wesentlich die vertikale Lichtverteilung im See.

Die Vertikalverteilung der Lichtintensität im Wasser bei homogener Transparenz folgt der Beziehung:

$$I_T = I_0 \times e^{-\epsilon \cdot T} \quad (\text{Clarke 1954}).$$

I_T : Intensität in der Tiefe T

I_0 : Intensität in der Tiefe 0

ϵ : Extinktionskoeffizient

T : Tiefe

Ein bestimmter Lichtintensitäts-Bereich ist also bei gleichem I_0 in einem klaren See in großer Tiefe und auf einen

großen vertikalen Bereich gespreizt (Abb. 10 a), in einem trüben See dagegen nahe der Oberfläche und auf eine dünne Schicht beschränkt (b).

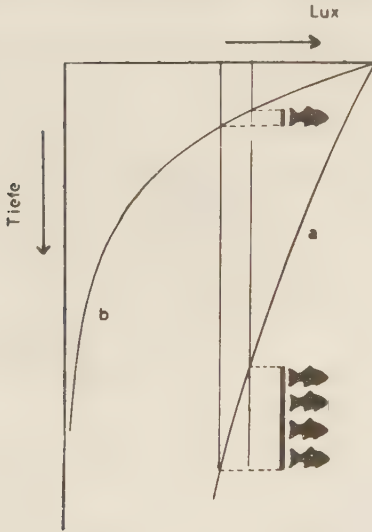


Abb. 10.
Hypothetische Beziehung zwischen der Transparenz des Wassers und der Einschichtung der Fische. Die vertikale Lichtverteilung in einem klaren bzw. trüben See ist durch die Kurven a und b dargestellt.

Unter der Annahme, die Fische würden Schichten eines bestimmten Intensitätsbereiches bevorzugt aufsuchen, sollte man sie im trüben See demnach in geringer Tiefe und dünner Schicht, in klarem Wasser aber in großer Tiefe und vertikal starker Schicht vermuten.

Die Einschichtungsdaten von 294 nächtlichen Echogrammen (ca. 35 000 Einzelfischen) an 8 der Osterseen entsprechen dieser Forderung. Abb. 11 a stellt die Beziehung zwischen der Transparenz des Wassers (gemessen als Secchi-Sichttiefe mit weißer Scheibe $\varnothing$ 30 cm) und der mittleren Tiefe der Fische dar ($r = 0,367$; $p < 0,001$; $n = 294$).

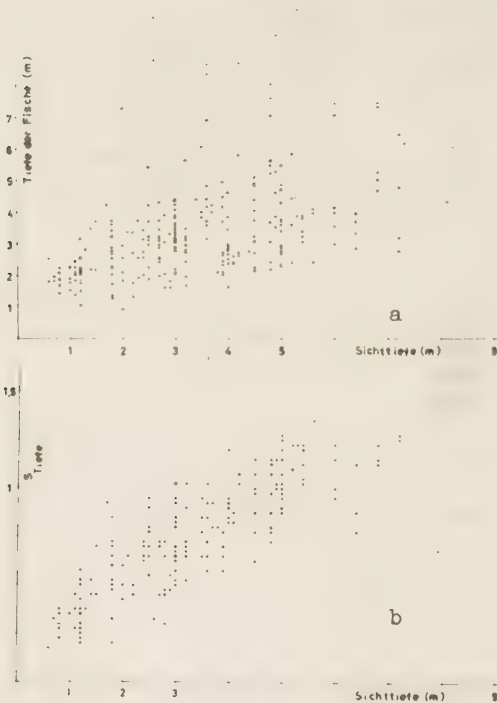


Abb. 11.

Die Beziehung zwischen der Sichttiefe und der mittleren Tiefe der Fische (a) bzw. der vertikalen Ausdehnung S_T der Fischschicht (b).

Das in einer bestimmten Wassertiefe vorhandene Licht ist natürlich nicht nur von der Transparenz des Wassers, sondern auch von der Lichtintensität an der Oberfläche bestimmt. Da jedoch die Messungen der Oberflächenintensität während der Nacht sich in einem sehr engen Bereich beweg-

ten, ist hier die Secchi-Tiefe ein guter Meßwert für die Intensität des Lichtes im Wasser.

Die vertikale Ausdehnung der Fischschicht sollte mehr von der Secchi-Tiefe als von der absoluten Oberflächenintensität bestimmt sein, da die Steilheit des Lichtabfalles nach unten, und damit die vertikale Spreizung eines bestimmten Lichtwertes im Wasser wesentlich von der Transparenz abhängig ist. Tatsächlich besteht zwischen der Lichtintensität an der Oberfläche und der vertikalen Ausdehnung der Fischschicht (gemessen als s von T) keine erkennbare Beziehung ($r = 0,012$; $p > 0,3$), während die Korrelation zwischen Secchi-Tiefe und Schichtstärke mit $r = 0,846$ und $P < 0,001$ sehr hoch ist (Abb. 11 b).

Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß die Fische ihre vertikale Position im See so wählen, daß sie in Bereichen einer bestimmten Lichtintensität gelangen. Sie zeigen somit eine absolute Präferenz für einen bestimmten Lichtwert.

Der von den Fischen aufgesuchte Lichtbereich konnte nicht direkt nachts gemessen werden, da hierfür keine ausreichend empfindlichen Unterwasser-Meßgeräte zur Verfügung standen. Vertikale Lichtmessungen wurden daher bei Tag durchgeführt und mögliche Veränderungen der Absorption des Wassers durch wanderndes Plankton usw. während der Nacht vernachlässigt.

Aus diesen Messungen ergab sich für die Beziehung:

$$I_T = I_0 \times e^{-\epsilon \times T}$$

für die untersuchten acht Seen ein mittlerer Extinktionskoeffizient von $\epsilon = 0,56$ und eine mittlere Lichtintensität in den von den Fischen nachts aufgesuchten Schichten von $6,3 \cdot 10^{-3}$ Lux. Die Werte der einzelnen Seen sind in Tabelle 3 zusammengefaßt.

Tabelle 3: Mittlere Lichtabsorption der untersuchten Seen

See	Mittelwert von ϵ	errechnete Beleuchtungs- stärke in der Fischschicht (Lux $\cdot 10^{-3}$)
Kaltersee	0,61	10,5
Stalt. Schiff- hüttensee	0,31	9,5
Bräuhaussee	0,82	4,2
Eishaussee	0,64	4,5
Fohnsee	0,52	4,1
Sengsee	0,61	9,7
Ostersee	0,49	5,9
Ameissee	0,48	6,3

Der Schwankungsbereich der Lichtintensität, in dem sich die Fische im Durchschnitt aufhielten, lag zwischen 4,1 und $1,5 \cdot 10^{-3}$ Lux, und war damit angesichts des weiten Intensitätsspektrums des Lichtes im See sehr eng.

Die horizontale Wanderung zwischen Ufer und Freiwasser hat insofern eine vertikale Komponente, als die Fische beim Schwimmen ins Pelagial aufsteigen und bei der Rückkehr ans Ufer absinken. Wegen der schlechten Erfafbarkeit der Fische

in der Ufervegetation mit dem Echographen und der großen Geschwindigkeit der Wanderung konnten nur in einigen Fällen während der Wanderphasen ausreichend viele Echogramme gefahren werden, um die Amplitude und Geschwindigkeit dieser Vertikalkomponente zu erfassen. Die Fischdichte der Seen (im Mittel $1,73 \text{ Fische/m}^2$) war zu gering, um mit geankertem Boot genügend Impulse pro Zeit zu erhalten.

Immerhin zeigte sich eine mit $p < 0,01$ signifikante Beziehung sowohl zwischen der Aufstiegs- als auch der Abstiegsgeschwindigkeit der Fische und der Veränderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität (gemessen als b aus der Gleichung $I_t = I_0 \cdot e^{b \cdot t}$ Kap. 2.2.1), die in Abb. 12 dargestellt ist.

Die maximale vertikale Amplitude betrug 2,46 m.

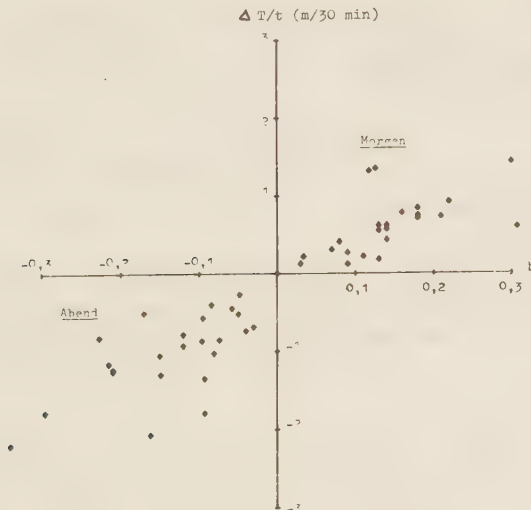


Abb. 12.

Die Beziehung zwischen der Änderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität und der vertikalen Wandergeschwindigkeit der Fische.

Das von den Fischen besetzte Areal ist zwischen Tag und Nacht sehr unterschiedlich groß (Teile der Uferzone bzw. die gesamte Seefläche). Es war zu prüfen, ob sich während der Wanderung die bei Tag jederzeit beobachtbare starke Aggregation der Fische auflöst, oder ob die Tiere in Form von Schwärmen das Pelagial aufsuchen.

Dazu unterteilte ich die in Längsrichtung über den See gelegten Transsekte quer in Abschnitte à 10 m und stellte die relative Anzahl der in jeder dieser Zonen erfaßten Fische fest. Als Maß für die Aggregation bzw. Gleichverteilung der Fische in horizontaler Richtung wählte ich die "Eveness":

$$E = - \frac{\sum p_i \cdot \ln p_i}{\ln Z} .$$

p_i : relativer Anteil der Fische in der Zone i
 Z : Anzahl der Zonen

E bewegt sich von 0 (für maximale Aggregation) bis +1 (für völlige Gleichverteilung).

Aus zu verschiedenen Zeiten am selben Tag an einem See gewonnenen Echogrammen wurde jeweils die Eveness berechnet.

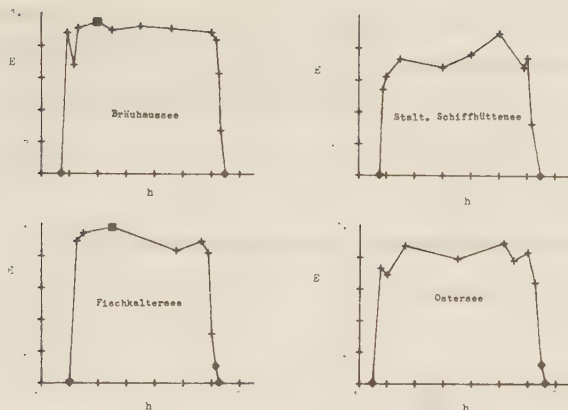


Abb. 12.

Vier Beispiele für den Verlauf der Densität E der horizontalen Fischverteilung während der Nacht (gemessen zwischen 9.9. und 16.9.1977).

- ♦ nicht signifikant von der Poissonverteilung verschieden,
- signifikant von Poisson verschieden (aggregiert),
- signifikant von Poisson verschieden (homogen).

Abb. 13 zeigt an vier Seen, daß die Wanderung ins Palagial mit einer Auflösung der Aggregationen verbunden ist, wobei die nach χ^2 -Test signifikante Aggregation ($p < 0,005$) in eine von der Poissonverteilung nicht unterscheidbare Form übergeht. Lediglich in zwei Fällen wich die nächtliche Verteilung mit $p < 0,05$ signifikant in Richtung einer homogenen Verteilung ab, beide Male bei mit 2,96 bzw. 4,02 Fischen/m² extrem hohen Fischdichten.

Diese Berechnungsweise könnte in diesem Zusammenhang nicht angewandt werden, wenn sich die Fische nachts in Form von einzelnen isolierten kleinen Schwärmen über den See verteilen würden. Aus den Echogrammen ist jedoch deutlich zu

ersehen, daß die Individualabstände zwischen den einzelnen Tieren nachts erheblich größer sind als am frühen Abend kurz vor der Einwanderung, sich die Schwärme also auflösen. Dies wird in Abb. 14 an einem typischen Beispiel demonstriert.



Abb. 14.

Demonstration der Veränderung der Individualabstände zwischen den Fischen vom frühen Abend bei Beginn der Einwanderung (a) bis in die Nacht nach erfolgter Einwanderung (b). Beide Echogramme im gleichen Abbildungsmaßstab. (Fohnsee 7.9.1977).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Fische nachts im Pelagial sich nicht gleichmäßig verteilen, sondern ganz bestimmte Wassertiefen aufsuchen, in denen sie sich über die gesamte Seefläche ausbreiten. Die Tiefe und die vertikale Stärke dieser Fisch-Schicht kann sehr unter-

schiedlich ausfallen, wobei der bestimmende Faktor offensichtlich die Lichtintensität ist, während ein Einfluß der vertikalen Plankton-, Temperatur- und Sauerstoffverteilung nicht gefunden werden konnte. Dieses Einschichtungsverhalten scheint durch eine absolute Lichtpräferenz der Fische gesteuert zu sein, wodurch die vertikale Lage der Schicht wesentlich von der Transparenz des Wassers abhängig wird. Das Licht beeinflußt darüber hinaus mit der Geschwindigkeit seiner Intensitätsänderung in Abend- und Morgendämmerung sowohl die Geschwindigkeit der vertikalen, als auch die der horizontalen Komponente der Wanderung. Mit der nächtlichen Ausbreitung der Fische über die gesamte Seefläche kommt es zu einer Auflösung der am Tage im Uferbereich erkennbaren Schwärme.

2.2.3 Die Freß- und Verdauungsaktivität der Fische

2.2.3.1 Laborversuche zur Darmfüllung und Verdauungsgeschwindigkeit

Wie unter 2.1.4 beschrieben, ließ ich Elritzen bis zur Sättigung Daphnien fressen und untersuchte den Zeitzusammenhang des Abbaus des Magen-Darminhaltes bei verschiedenen Temperaturen.

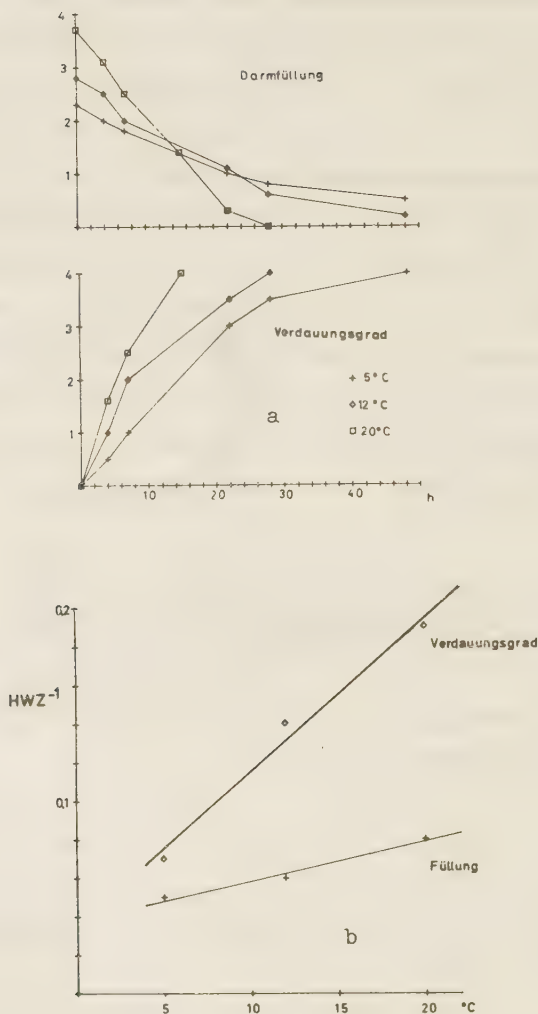


Abb. 15.

- A. Zeitlicher Verlauf von Darmfüllung und Verdaungsgrad aus den Laborversuchen mit drei bei verschiedenen Temperaturen gehaltenen Fischgruppen nach Sättigung.
- B. Die Temperaturabhängigkeit der Verdauungsgeschwindigkeit aus den Laborversuchen, dargestellt als der Kehrwert der Halbwertszeit von Füllungsgrad bzw. Verdaungsgrad (siehe Text).

Darmfüllung: Nach Abb. 15 a fällt auf, daß die drei Fischgruppen (5, 12, 20 °C) trotz gleicher Fütterung bis zur Sättigung unterschiedliche Freßbereitschaft hatten, da sich die Darmfüllungen unmittelbar nach der Fütterung stark unterschieden.

Die Geschwindigkeit der Darmpassage und Verdauung spiegelt sich im Verlauf des Füllungsgrades über die Zeit. Erwartungsgemäß nimmt sie mit steigender Temperatur zu. Innerhalb von 24 Stunden entleerten sich nur bei den 20°-Fischen die Därme fast völlig. Bei allen drei Temperaturen nimmt der Füllungsgrad jedoch einigermaßen kontinuierlich ab, so daß dieser Parameter zu Rückschluß auf den Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme grundsätzlich geeignet erscheint, zumindest innerhalb der ersten 10 bis 15 Stunden nach Sättigung.

Verdauung: Entsprechend dem Verlauf des Füllungsgrades über die Zeit wird auch die Geschwindigkeit der Zersetzung des Darminhaltes mit steigender Temperatur schneller. Der Verdauungsgrad nahm in allen Fällen innerhalb der gewählten Skala ausreichend schnell zu, um innerhalb eines 24-Stunden-Zyklus auf den Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme rückzuschließen. Der Verlauf der in Abb. 15 a gezeigten Kurven wird allerdings nach längeren Verweilzeiten des Materiales im Darm flacher, so daß Rückschlüsse auf die Zeit des Fressens unzuverlässiger werden. Diese Abflachung muß nicht durch tatsächlich verlangsamte Verdauungsgeschwindigkeit bedingt sein, sondern kann sehr wohl eine Folge der willkür-

lich gewählten Skalierung sein.

Die Verdauungsgeschwindigkeit läßt sich auch darstellen als der Kehrwert der Zeit, nach der der Darm bis zur Hälfte der Ausgangsfüllung entleert bzw. das Material bis zur Stufe 2 (Hälfte der maximalen Zersetzung) verdaut ist. Beide Möglichkeiten sind in Abb. 15 b dargestellt. Ergebnis dieser Laborversuche war, daß die gewählten Skalen für Darmfüllung und Verdauungsgrad durchaus geeignet sind, innerhalb eines Tageszyklus den Zeitpunkt der Freßaktivität zu rekonstruieren. Aus den Verhältnissen bei den verschiedenen Temperaturen folgert die Notwendigkeit, bei der Anwendung der Parameter auf im Freiland gefangene Fische die Temperaturabhängigkeit der Verdauungsgeschwindigkeit zu berücksichtigen.

2.2.3.2 Freilandbefunde

An insgesamt über 800 an den acht untersuchten Osterseen zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten gefangenen Fischen konnte eine der Aufenthaltsrhythmik im Pelagial entsprechende Rhythmik der Freßaktivität gefunden werden. Zwei Beispiele eines Sees sind in Abb. 16 stellvertretend für die an allen Seen sehr ähnlichen Befunde dargestellt, um die Gegebenheiten bei sehr unterschiedlichen Temperaturen zu demonstrieren.

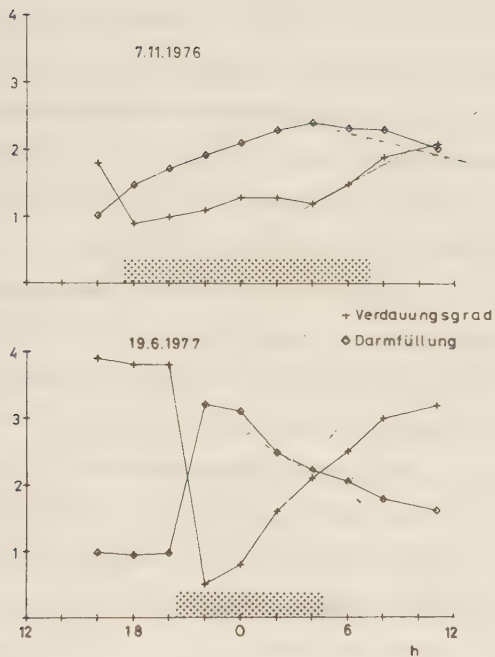


Abb. 16.

Zeitlicher Verlauf der Verdauungsparameter im Freiland. Schwach gestrichelt bzw. schwach durchgezogen die nach den Labordaten erwarteten Kurven. Dunkler Balken = Dunkelphase.

Zur Bestimmung von Darmfüllung und Verdauungsgrad wurde bei diesen Fischen der gesamte Darminhalt berücksichtigt, also auch die deutlich unterscheidbaren Reste der vorhergegangene-

nen Nacht. Diese fielen allerdings mit maximal etwa 15 % nicht stark ins Gewicht.

Zum Vergleich sind die Kurven eingetragen, die nach den Laborwerten für die im See gemessenen Temperaturen zu erwarten wären. Sie wurden gewonnen, indem die mittleren Steigungen der Laborkurven (Abb. 15 a) bestimmt und nach den Temperaturen im See (8°C bzw. 22°C) extrapoliert wurden. Im Fall der Sommernacht (Abb. 16 a) kamen die Fische mit sehr wenig und bereits stark zersetztem Darminhalt ins Freiwasser und begannen, nach Einbruch der Nacht sehr rasch zu fressen, die Därme füllten sich sehr schnell und stark mit frischem Material. Bereits gegen 22^{00} h hörte die Nahrungsaufnahme offenbar auf, denn sowohl die Abnahme der Darmfüllung als auch die Zunahme des Verdauungsgrades entsprachen ab diesem Zeitpunkt den nach den Laborwerten zu erwartenden Verhältnissen für 22°C , wenn keine weitere Nahrung mehr aufgenommen wird.

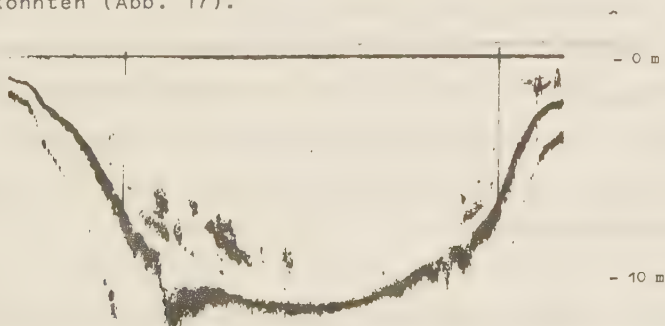
Im Beispiel der Herbstnacht (Abb. 16 b) erfolgte ebenfalls nach Dunkelwerden eine deutliche Nahrungsaufnahme, die aber erheblich länger dauerte, denn die Füllung der Därme nahm ständig weiter zu, und die Zersetzung erfolgte, offensichtlich durch das weitere Hinzukommen frischer Nahrung, langsamer als erwartet. Erst gegen 4^{00} h begann die Füllung der Därme abzunehmen, die Kurve näherte sich der erwarteten Abnahme. Entsprechend schwenkte die Zunahme des Verdauungsgrades zur selben Zeit in die für die herrschende Temperatur von 8°C vermutete Kurve ein.

Die Dauer der Nahrungsaufnahme ist also offenbar in den

verschiedenen Jahreszeiten unterschiedlich lange, wahrscheinlich bedingt durch die verschiedenen Temperaturen. In jedem Fall aber liegt der Schwerpunkt der Freßaktivität in der ersten Hälfte der Nacht.

2.2.4 Jahreszeitlicher Aspekt

In den Jahren 1976 und 1977 konnte ich beobachten, daß die Fische sowohl ihre nächtliche Horizontalwanderung als auch eine regelmäßige Nahrungsaufnahme im Winter einstellten. Die in beiden Wintern sehr früh einsetzende Vereisung der Seen (Mitte Dezember) verhinderte leider exaktere Untersuchungen darüber. Immerhin konnte ich verfolgen, daß etwa ab dem ersten Drittel des Dezember keine Einschichtung mehr stattfand. Die Fische konnten im Schwärmen in Tiefen bis über 20 m geortet werden, die so dicht gepackt waren, daß Einzelfische mit dem Echographen nicht mehr unterschieden werden konnten (Abb. 17).



St. Schiffhüttensee

24.11. 1977 13⁰⁰h

Abb. 17.

Für den Spätherbst typische Schwarmbildung in Nähe des Seegrundes. Einzelfische sind kaum mehr erkennbar.

Grobe Schätzungen sowie die Berichte von Sporttauchern lassen auf einen Individualabstand von höchstens 20 cm schließen. Es ergaben sich Hinweise dafür, daß sich die Fische gerade so tief aufhielten, wie es die Sauerstoffkonzentration des Wassers zuließ. Netzfänge zeigten, daß die Schwärme nicht nach Fischarten getrennt waren und mehrere Altersgruppen umfaßten. Die Därme waren fast ausnahmslos leer, sowohl tags als auch nachts.

Im Frühling, Anfang bis Mitte März, konnten noch unter dem Eis Fische beobachtet werden, wenn auch Echolotungen nicht möglich waren. Die Därme zu dieser Zeit gefangener Tiefe enthielten bereits reichlich Zooplankton.

2.3 Diskussion

Die angewandte Methode der Echolotung zur Lokalisation der Fische läßt zwar keine Identifizierung der Arten zu, hat jedoch andererseits den Vorteil, unselektiv und quantitativ alle Fische zu erfassen, ohne von diesen wahrgenommen zu werden, bevor sie registriert sind. Störungen durch den elektrischen Bootsmotor konnten, soweit beobachtbar, ausgeschlossen werden.

Die zusätzliche Benützung von Stellnetzen in der Uferzone und im Freiwasser zeigte, daß an der nächtlichen Wanderung ältere Vertreter der behandelten Fischarten fast nicht beteiligt waren. Dies wurde dadurch erhärtet, daß in den Därmen solcher Tiere fast nie Plankton, sondern Insekten

und Pflanzenreste gefunden wurden. Insofern ist auch die nachteilige Größenselektivität (siehe 2.2.1) der Schleppnetzfüge nicht sehr gravierend. Die relativ grobe Methode der Verdauungsbestimmung erwies sich für die Fragestellung der zeitlichen Einordnung der Freßaktivität als ausreichend zuverlässig, und war bei einer großen Anzahl von Fischen ohne technischen Aufwand zum Teil sogar unmittelbar im Freiland rasch durchführbar. Die Übertragung der Laborergebnisse zur Verdauungsgeschwindigkeit auf im Freiland gefangene Fische liefert zwar einen plausiblen Zusammenhang, als Einschränkung muß aber berücksichtigt werden, daß neben der Temperatur auch die Bewegung des Fisches sowie noch im Darm enthaltenes älteres Material und andere Faktoren den Fortgang der Verdauung sicherlich beeinflussen. Die stets gute Entsprechung der beiden Verdauungsparameter läßt ihre Anwendung als gerechtfertigt erscheinen.

An einer großen Anzahl von Meeres- und Süßwasserfischen konnte eine Tagesrhythmik der lokomotorischen, sowie der Nahrungsaktivität gefunden werden (Müller 1969, Narver 1970, Wales 1975, Begg 1976). Hobson (1965) fand im Golf von Californien bei carnivorcn Arten vornehmlich Nacht-, bei herbivoren Tagesaktivität. In allen Fällen konnte als der wesentliche Zeitgeber die Intensität des Lichtes angesehen werden. Endogene Rhythmen scheinen, wenn überhaupt, eine untergeordnete Rolle zu spielen. Dies wird unterstützt durch die strikte Beziehung zwischen der Nachtlänge und der Dauer des Aufenthaltes im Pelagial.

Die Nahrungswanderungen vieler planktivorer Fische vollziehen sich in vertikaler Richtung dem Plankton folgend (Narver 1970, Blaxter 1975, Begg 1976), doch sind auch Beispiele für horizontale Bewegungen bekannt (Hobson 1970, Baumann 1976).

Die vergleichsweise geringe Tiefe der Seen im Untersuchungsgebiet und die starke sommerliche Verarmung an Sauerstoff der tieferen Wasserschichten (teilweise ab 4 m Tiefe, siehe Tabelle 1), scheinen eine vertikale Wanderung der Fische zu verhindern, wenngleich sie während der Phasen von Ein- und Auswanderung angedeutet auftritt. Das Meiden des freien Wassers am Tage ist nach den Erfahrungen der Fischerei als Schutzverhalten vor sich optisch orientierenden Feinden (Raubfische und Tauchvögel) zu interpretieren, der Aufenthalt in der Ufervegetation scheint gegenüber den tieferen Wasserschichten, neben besserer Sauerstoffversorgung und höherer Temperatur den Vorteil zusätzlichen optischen und mechanischen Schutzes durch die Pflanzen zu bieten.

Eine andere Bedeutung der nächtlichen Wanderung kann darin gesehen werden, daß nachts das Zooplankton in Oberflächennähe stärker konzentriert auftritt als am Tage. Der Nachteil der geringen Lichtintensität könnte nach Zaret (1976) dadurch aufgewogen werden, daß die Beutetiere gegen den relativ helleren Himmel einen guten Kontrast geben, und somit leichter erkennbar sind, als bei gleichen Lichtstärken in tieferen Wasserschichten vor einem dunkleren Hintergrund. Zudem könnte durch die geringere Lichtintensität Wahrnehmung und Fluchtfähigkeit der Plankter zugunsten der sehr

lichtempfindlichen Fische behindert sein.

Zum nächtlichen Beutefang ist eine gute Dunkeladaptation des Auges erforderlich. Ali (1959) sieht in der vertikalen Bewegung der Fische in der Dämmerung einen Mechanismus zur Verlängerung der Adaptationszeit und damit zur Vermeidung von Nachtblindheit. Auf diesen Aspekt weist das Ergebnis meiner Untersuchungen hin, nachdem die Fische beim abendlichen Einwandern eine zusätzliche Vertikalbewegung ausführen, deren Geschwindigkeit von der der Lichtänderung beeinflusst ist. Die Einschichtung nach einem absoluten Lichtwert, wie sie durch die Ergebnisse in Abb. 11 nachgewiesen wurde, erscheint zunächst schwer verständlich, da das Auge der Vertebraten allgemein nicht zur Erkennung der absoluten Lichtintensität fähig ist. Dieses Phänomen wird jedoch auch an Heringen beobachtet (Schüler 1954, Blaxter 1973). Blaxter hält eine absolute Lichtmessung zur Steuerung der retinomotorischen Adaptationsvorgänge im Fischauge für möglich und vermutet davon gesteuerte Mechanismen zur Raumorientierung. Außerdem schließt er aus der Beobachtung, daß viele vertikal wandernde Fische zum Fressen Lichtintensitäten aufsuchen, die nahe ihrer optischen Reizschwelle (bei Dunkel-Adaptation) liegen, auf die Fähigkeit, zumindest die Intensität der Reizschwelle absolut zu erkennen. Eigene vorläufige Untersuchungen lassen vermuten, daß der von den Cypriniden nachts aufgesuchte Lichtwert von ca. 10^{-3} Lux diesem Konzept entspricht, denn er liegt im Bereich des für Heringe nach Blaxter (1973) zum Fressen erforderlichen Grenzwert von ebenfalls 10^{-3} Lux.

Die Funktion des Auges zur Steuerung der Wander- und Nahrungsaktivität erscheint nach diesen Überlegungen und Befunden naheliegend, wenn auch die Versuche von Scharrer (1928) und Wales (1975) bei durch Entfernen bzw. Abdecken der Augen geblendeten Elritzen sowohl eine lichtgesteuerte Bewegungsaktivität als auch eine Reaktionsschwelle im Bereich unter 10^{-2} Lux zeigen.

Rutilus, Scardinius, Abramis und Alburnus lauern ihrer Beute nicht auf, sondern jagen durch Verfolgung. Diese Jagdmethode setzt voraus, daß für den einzelnen Fisch ein ausreichend großes Areal zur Verfügung steht, das möglichst frei von konkurrierenden Artgenossen ist. Die nächtliche Auflösung der Schwärme, die auch von Dembinski bei COREGONUS ALBULA (1971) gefunden wurde, entspricht dieser Forderung.

Zudem verliert die Schwarmbildung als Schutz vor Feinden bei Dunkelheit ihre Bedeutung. Ob dieses Verhalten auf abreißendem Sichtkontakt mit den Artgenossen oder auf aktivem Meiden derselben zur Verringerung der Nahrungskonkurrenz beruht, bleibt offen.

Für die letztere Möglichkeit könnte die in zwei Fällen bei sehr hohen Fischdichten beobachtete homogene Horizontalverteilung sprechen, sowie auch die Beobachtungen von Karst (1968), der bei Alburnus nachts Individuenabstände von mindestens 1 m fand.

Die mit der Jahreszeit sich verändernde Dauer der Freßaktivität (siehe 2.2.3.2) dürfte durch die temperaturabhängige Stoffwechselrate der Fische bedingt sein (Reddy 1974), möglicherweise auch mit jahreszeitlich unterschiedlichen Planktondichten zu tun haben. Die Vermutung von Seitz (1977), die Wander- und Freßaktivität sei nicht allein von der Temperatur, sondern auch von der Tageslänge abhängig, kann bestätigt werden. Während Ende November 1976 und Anfang Dezember 1977 bei 8 °C Wassertemperatur keine Wanderung mehr beobachtet wurde, war sie im März 1977 und 1978 bei nur 4,5 °C bereits in vollem Gange.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß die untersuchten Fische in der Lage sind, Unterschiede in den Planktondichten nachts im See exakt zu unterscheiden. Die tagesrhythmische Wander- und Freßaktivität kann, neben ihrer Funktion zum Schutz vor Feinden, interpretiert werden als Anpassung an die Vertikalwanderung des Zooplankton, die zumindest das Auffinden relativ nahrungsreicher Wasserschichten gewährleistet und dafür sorgt, daß die Lichtbedingungen das Ausnützen des Nahrungsangebotes überhaupt erst ermöglichen.

3 Die Mechanismen der Nahrungselektivität

3.1 Material und Methoden

3.1.1 Freilandarbeiten

Die Arbeiten zur Nahrungselektivität wurden ebenfalls an den Osterseen gleichzeitig mit den Untersuchungen über die Verteilungsrhythmik der Fische durchgeführt. Daraus ergibt sich, daß wesentliche Methoden der Plankton-Analyse und der Behandlung der den gefangenen Fischen entnommenen Därme identische mit dem unter 2.1 beschriebenen Vorgehen waren.

Beim Fang der Fische wurde besonders darauf geachtet, daß die Tiere am Ende ihrer Freißphase waren, also ihre gesamte Ration an Plankton für den Tag bereits im Darm hatten, und der Darminhalt noch nicht für eine Analyse der enthaltenen Arten zu stark zersetzt oder gar durch Abkoten verlorengegangen war. Die Zeit zwischen 3 h und 5 h morgens erwies sich als die beste. Da sich eine Fischfalle nach Casselman (1973) nicht bewährt hatte, wurden die Tiere mit einem Schleppnetz (Öffnung 60 x 110 cm, Tiefe 160 cm, Maschenweite 5 mm) aus den mit dem Echographen ermittelten Tiefen vom Boot aus gefangen. In den wenigen Fällen, da dies wegen zu geringen Fischdichten nicht möglich war, wurden die Tiere nach Sonnenaufgang an den von ihnen bevorzugt aufgesuchten Uferstellen mit einem Senknetz (1 m x 1 m) entnommen.

Die Fische wurden sofort getötet und durch Injektion von

Formaldehyd-Lösung (6 %) in die Leibeshöhle fixiert. Bis zur Präparation bewahrte ich sie in Formaldehyd-Lösung im Kühlschrank auf.

Zur Bestimmung der Planktonarten wurden im wesentlichen die Werke von Herbst (1962) und Kiefer (1973) benützt, für die Unterscheidung der Daphnienarten stellte sich Prof. J. Hrbáček (Prag) persönlich zur Verfügung.

Bei der Bestimmung der Arten im Zooplankton war es nur sinnvoll, bis auf diejenigen Taxa zu präzisieren, die auch noch in den Fischdärmen unterscheidbar waren. Auf diese Weise mußte ich mich bei den Copepoden auf die Einteilung in Calanoiden und Cyclopoiden (einschließlich ihrer jeweiligen Copepodit-Stadien) beschränken. Die Nauplius-Larven beider Unterordnungen wurden zusammengefaßt. Die Haupt-Vertreter der Copepoden in den Osterseen waren die Gattungen Eudiaptomus (*gracilis*, *graciloides*), Eucyclops (*macrurus*), Byclops (*strenuus*), Mesocyclops (*leuckarti*) und Thermocyclops (*oithonoides*).

Bei den Cladoceren war lediglich die Unterscheidung der Daphnien D. HYALINA und D. GALEATA PRIMITIVA in den Därmen nicht möglich, beide sind hier zusammen als DAPHNIA HYALINA geführt.

Unter den Rotatorien wurde die Gattung Asplanchna von der Betrachtung fast völlig ausgeschlossen, da sie wegen des Fehlens eines Panzers in den Därmen der Fische nicht zuverlässig identifizierbar war. Ihre relative Häufigkeit im

Plankton betrug teilweise bis etwa 10 %.

3.1.2 Laborarbeiten

Für die Freß- und Auswahlversuche im Labor wurden aus den Osterseen stammende Rotfedern (*SCARDINIUS ERYTHROPHTALAMUS*) verwendet. Dabei erwies es sich als notwendig, mit den Tieren im Abstand von wenigen Tagen Trainings-Versuche zu wiederholen, da andernfalls erneute längere Eingewöhnungszeiten im Versuchsbecken erforderlich waren.

Als Versuchsapparatur wurde in fast allen Fällen der bereits in früheren Arbeiten (Bohl 1974, Jacobs 1978 b) beschriebene Aufbau benützt: Ein Rundglas (Innendurchmesser 25 cm, Wasserstandshöhe 16,5 cm) war mit 8 Liter Wasser gefüllt. Als Lichtquelle diente ein Leuchtkörper von 1 x 1,2 m Kantenlänge, der 50 cm über der Wasseroberfläche des Beckens aufgehängt war. Zehn Leuchtstoffröhren zu je 40 Watt erzeugten das Licht, das durch zwei Milchglas-Scheiben homogen gestreut wurde. Die Lichtstärke wurde geregelt durch verschiedene Schaltung der Röhren und durch Einlegen von Rasterfolien verschiedener Punktdichte in den Strahlengang. Eine schematische Skizze des experimentellen Aufbaues zeigt Abb. 18.

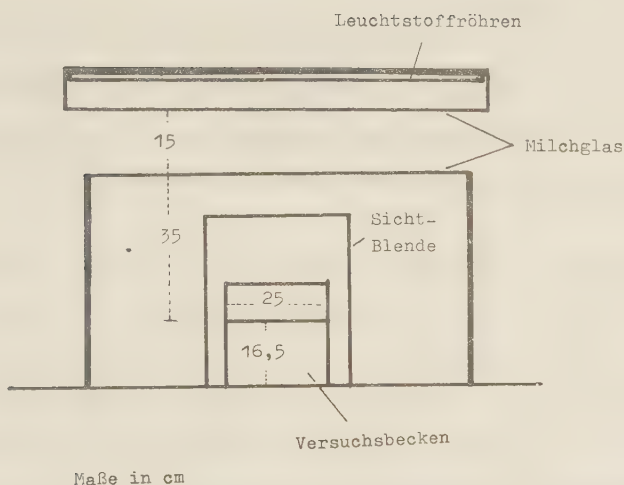


Abb. 18.

Aufbau der Fraßversuche im Labor. Beschreibung im Text.

Die Fische, sowie auch die für den Versuch bestimmten Plankter konnten vor Versuchsbeginn ca. 20 Minuten an den eingestellten Lichtwert adaptieren, bevor das Plankton vorsichtig in das Becken gegossen wurde.

Die Fische wurden 24 Stunden vor den Versuchen zum letzten Mal bis zur Sättigung gefüttert, wobei zwischen Plankton, Tubifex und handelsüblichem Zierfischfutter abgewechselt wurde.

Die in den Experimenten benützten Planktontiere stammten aus den Osterseen oder aus eigenen im Labor gehaltenen Zuchten. Die meisten Versuche wurden bei Planktondichten

von ca. 4 Individuen pro Liter und konstanter Wassertemperatur von 20 °C durchgeführt.

Für einige Experimente war es nötig, Fische zu blenden, da Versuche, die Fische mit Augen-Abdeckungen verschiedener Art blind zu machen, keine guten Erfolge erbrachten.

Nach Betäubung mit 1 %iger Urethan-Lösung wurden unter leichtem Anheben des Augapfels Augenmuskel und Sehnerv durchtrennt und der Augapfel entfernt. Nach der Operation setzte ich die Tiere zu Vermeidung von Infektionen einzeln in Gefäße mit abgekochtem Leitungswasser mit geringem Zusatz an Penicillin. Die Heilung erfolgte innerhalb weniger Tage, alle fünf der Prozedur unterworfenen Tiere überlebten und waren in gleicher Weise für die Versuche geeignet, nach deren Beendigung sie getötet wurden.

3.2 Ergebnisse

Das Phänomen, daß die Zusammensetzung von Zooplankton-Gesellschaften durch den Räubereinfluß von Fischen verändert wird, kann auf verschiedenen Mechanismen beruhen, von denen im Folgenden die wesentlichen demonstriert werden.

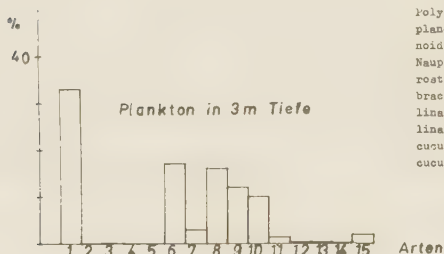
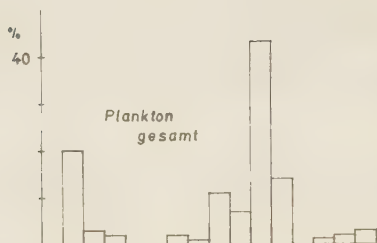
3.2.1 Selektion durch die Aufenthalts- und Aktivitätsrhythmik der Fische

Aus dem Ergebnis, daß die nächtliche vertikale Einschichtung der Fische während der Phase ihrer maximalen Freßaktivität in sehr strikter Weise von der Lichtintensität an der Oberfläche sowie der Transparenz des Wassers, und somit von der Vertikalverteilung des Lichtes im See bestimmt wird, ergibt sich bereits die Folgerung, daß die Fische mit den Vertretern der einzelnen Planktonarten nicht in der deren jeweiliger relativer Häufigkeit im gesamten See entsprechenden Wahrscheinlichkeit zusammentreffen werden.

Da das Zooplankton im See nach Arten und teilweise auch Altersstadien in unterschiedlicher vertikaler Schichtung auftritt, wird jede Wasserschicht eine von der Planktonzusammensetzung des gesamten Sees unterschiedliche Artenfrequenz aufweisen. Den Fischen ist somit allein schon durch ihre Einschichtung nur ein bereits ausgewähltes Angebot an Plankton zugänglich.

Ein Beispiel der unterschiedlichen relativen Artenhäufigkeiten im gesamten See und in der zur Freßzeit von den Fischen

aufgesuchten Schicht (in diesem Fall die Tiefe von 3 m) zeigt Abb. 19.



Abba 12.

Die relativen Häufigkeiten der wichtigsten Planktonarten im Fischkalerssee (29.5.1977 22³⁰h) in der gesamten Pelagial und in der von den Fischen besetzten Schicht (3m). Zu beachten ist der große Unterschied in der Häufigkeitsverteilung. (1=Keratella quadrata, 2=Keratella cochlearis, 3=Kellicottia longispina, 4=Filina limnetica, 5=Polyarthra remata, 6=Asplanchna spec., 7=Calanoiden, 8=Cyclopoiden, 9=Nauplien, 10=Boasina longirostris, 11=Diaphanosoma brachyurum, 12=Daphnia hyalina adult, 13=Daphnia hyalina juvenil, 14=Daphnia cucullata adult, 15=Daphnia cucullata juvenil)

Selbst bei unselektiver Freßweise in ihrer Wasserschicht ist der Effekt der Fische auf die Zusammensetzung des gesamten Planktons im See ein stark selektiver. Da die Einschichtung des Planktons nicht nach absoluten Lichtwerten erfolgt, sondern von der Änderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität bestimmt wird (Siebeck 1960, McNaught und Hasler 1964), ist es vornehmlich von Zufällen der Witterung abhängig, welche Planktonzusammensetzung die Fische vorfinden. In jedem beobachteten Fall wich sie stark von der des gesamten Sees ab, für die Art der Abweichung konnte keiner-

lei Gesetzmäßigkeit gefunden werden.

Für die Untersuchung der Nahrungselektivität wurde deshalb stets diejenige Artenverteilung des Planktons zugrunde gelegt, die zur Freßphase in der von den Fischen aufgesuchten Tiefe festgestellt wurde.

3.2.2 Selektion durch die Wahrnehmbarkeit der Plankter

Vertreter der verschiedenen Planktonarten weisen erhebliche Unterschiede in ihrer Körpergröße, Färbung und Bewegungsweise auf. Die geringen Lichtintensitäten von wenigen Tausendstel Lux, bei denen im See gefressen wird (siehe Tabelle 3) lassen erwarten, daß diese Eigenschaften einen Einfluß auf die Wahrnehmbarkeit der Plankter haben.

3.2.2.1 Die Orientierungsweise der Fische

Zwar sind manche Cypriniden mit Hilfe ihres Lateral-Organes fähig, feine Strukturen in ihrer unmittelbaren Nähe zu bemerken, es gibt jedoch kaum Anhaltspunkte dafür, daß sie im See einzelne Plankter mechanisch gezielt anpeilen oder gar nach Arten unterscheiden könnten. Das gleiche gilt für den Geruchssinn. Eine optische Orientierung beim Beutefang ist somit wahrscheinlicher (Ivlev 1961).

Da die Frage der Orientierungsweise nicht im Freiland geprüft werden konnte, behelf ich mich mit Laborversuchen.

Bei Lichtintensitäten von 0 und 10 Lux wurden geblendeten

und intakten Fischen DAPHNIA HYALINA (mittlere Länge 0,92 mm, Dichte 10 Tiere/L) angeboten, und die Zahl der gefressenen Tiere pro Zeit gemessen. Jeder Versuch wurde zehnfach durchgeführt.

	0 Lux		10 Lux	
	blind	intakt	blind	intakt
<u>Daphn</u> <u>min</u>	0,058	0,066	0,050	4,20
<u>± s</u>	0,018	0,011	0,023	0,92

Die blinden Fische standen fast regungslos etwa in der Mitte des Rundbeckens. Sie zeigten in keinem Falle ein gezieltes Anschwimmen oder gar Verfolgen der Beute. Freßreaktionen (Schnappbewegungen) traten nur bei unmittelbarer Berührung durch Daphnien im Bereich des Vorderkopfes auf. Berührungen am übrigen Körper führten nicht zu solchen Reaktionen, bestenfalls zu einem geringen "Abrücken".

Der Erfolg der Schnappbewegungen war mit 12 % sehr gering, die Mehrzahl der Daphnien konnte entkommen.

Die Fangquote der intakten Fische lag bei 10 Lux ca. 60 bis 70 mal höher als bei 0 Lux. Es war zu beobachten, daß die Beutetiere gezielt angeschwommen, geschnappt und gefressen wurden. Mißerfolge durch fliehende Daphnien waren mit ca. 2 % sehr gering.

Zwischen der Freßleistung der blinden und der sehenden Fische bei 0 Lux bestand jedoch kein Unterschied. Somit war es berechtigt, aus der Verhaltensbeobachtung der blinden 10-Lux-Fische auf die sehenden 0-Lux-Fische zu schließen.

Zum Vergleich der Freßraten in Labor und Freiland wurde durch in kurzen Zeitabständen während der Einwanderphase in das Pelagial durch Echolotungen festgestellt, wie lange sich die Fische im Freiwasser, also in Kontakt mit ihrer Nahrung befanden. Sodann wurden Fische gefangen und aus den Inhalten ihrer Därme und der Dauer ihres Aufenthaltes im Pelagial die Freßrate bestimmt. Es ergaben sich Raten von über 6 Cladoceren/min und bis über 20 Rotatorien/min, bei Gesamt-Planktondichten zwischen etwa 10 und 400 Individuen/-Liter und Lichtwerten von 10^{-3} bis 10^{-2} Lux. Diese Werte lagen unvergleichbar höher als die im Labor bei den blinden Fischen ermittelten. Daraus kann geschlossen werden, daß im See die Ortung der Beute auf optische Weise erfolgt.

3.2.2.2 Selektion durch Sichtbarkeit

Gleich große (Durchschnitt 0,84 mm) Exemplare von DAPHNIA HYALINA wurden bei gleicher Dichte (4 Tiere/Liter) Rotfedern bei verschiedenen Lichtintensitäten angeboten, und die Freßrate bestimmt. Wie nach 3.2.2.1 zu erwarten, stieg die Freßrate mit zunehmender Lichtstärke an (Abb. 20 a).

Abb. 20 b zeigt die Zunahme der Freßrate pro Zunahme von 1 Lux gegen den Logarithmus der Lichtintensität. Deutlich verändert sich die Freßrate bei gleicher Lichtzunahme bei

geringer Intensität um ein Vielfaches stärker als bei höheren Werten, es entsteht das Bild einer Sättigungskurve.

Nach Jacobs (1979) wäre zu erwarten gewesen, daß die Zunahme der Freßleistung pro Zunahme der Lichtintensität bei sehr geringen Lichtwerten (etwa zwischen 0 und 0,01 Lux) geringer ist als bei mittleren Werten (etwa 0,1 Lux), also eine Optimum-Kurve der Zunahme der Freßleistung entsteht. Ein solches Phänomen konnte ich nicht finden, da bei zu wenigen Stufen geringster Lichtintensität Versuche angestellt wurden. Über den Verlauf der Zunahme der Freßleistung pro Zunahme des Lichtes unterhalb von etwa 0,05 Lux lassen somit meine Daten keine Aussage zu.

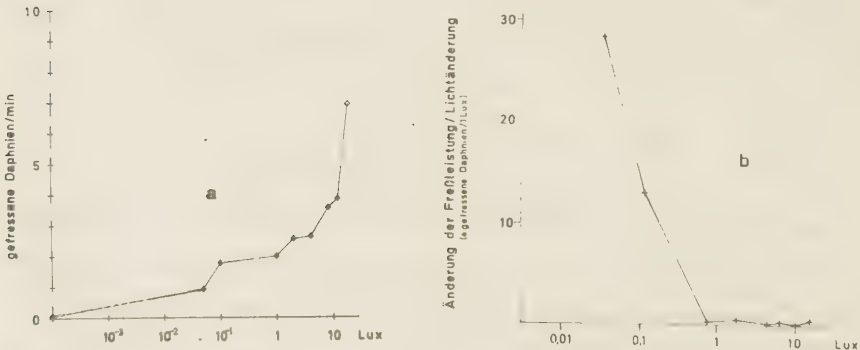


Abb. 20.

Die Beziehung zwischen der Freßleistung (a) der Fische bzw der Zunahme der Freßleistung (b) und der Lichtintensität.

Nach den Freilandbefunden über die nächtliche Freßaktivität (siehe 2.2.3) ist es nicht wahrscheinlich, daß die Zunahme der Freßleistung mit dem Licht durch mit der Lichtintensität steigende Freßbereitschaft der Fische bedingt ist, sondern durch die lichtabhängige Wahrnehmbarkeit der Plankter.

In Anbetracht der sehr unterschiedlichen Transparenzen der verschiedenen Planktonarten im See ist es nicht wahrscheinlich, daß sich die Sichtbarkeit der Plankter in gleicher Weise mit dem Licht ändert, sondern daß die verschiedenen Typen bei gleicher Lichtintensität unterschiedlich wahrnehmbar für die Fische sind.

Um dies unter Vermeidung störender Effekte durch unterschiedliche Größen, Formen usw. der Beute zu demonstrieren, setzte ich Versuche mit gleich großen DAPHNIA HYALINA (durchschnittliche Länge 0,92 mm) an, von denen eine Gruppe durch Fütterung mit Kongorot-Hefe rot, eine mit Algen (SELENASTRUM GRACILE) grün gefärbt war, während die dritte Gruppe durch eintägige Hungerzeit transparent blieb.

Je gleiche Anzahlen der drei Typen wurden bei 0, 0,5 und 10 Lux den Fischen angeboten, und es wurde registriert, wieviele von jedem gefressen wurden. Das Ergebnis ist in Abb. 21 aufgetragen. Es setzt sich aus zehn Versuchen für jeden Lichtwert zusammen.

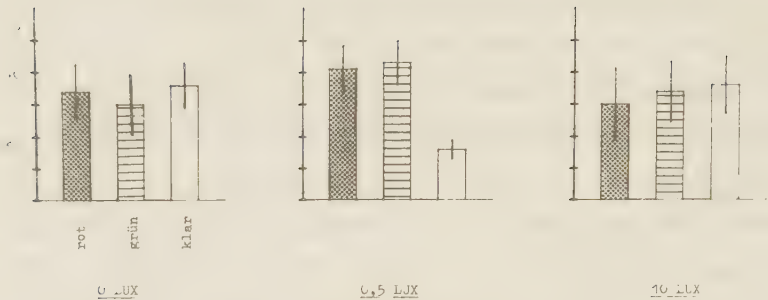


Abb. 21.

Relative Anteile der gefressenen gefärbten bzw. ungefärbten Daphnien nach Versuchsende bei verschiedenen Lichtstufen. Die Prozentangaben beziehen sich auf die zu Versuchsbeginn eingesetzten Anzahlen des jeweiligen Daphnien-Types.

Unter der Voraussetzung, daß sich die verschiedenen Daphnientypen nur durch ihre Sichtbarkeit unterscheiden, sollte erwartet werden können, daß sie bei völliger Dunkelheit wie auch bei hellem Licht, bei dem sie alle in gleicher Weise gut sichtbar sind, zu gleichen Anteilen gefressen werden, während ihre unterschiedliche Sichtbarkeit bei geringeren Lichtwerten eine selektierende Wirkung zeigen sollte. Bei absoluter Dunkelheit wurden tatsächlich die drei Daphnientypen zu nicht unterscheidbaren Anteilen gefressen. Dies diente auch zur Kontrolle dafür, daß durch die Manipulation des Färbens kein wesentlicher Unterschied in Beweglichkeit, Geruch, Geschmack u. ä. der Tiere entstanden war. Die ungefärbten Tiere wurden bei 0,5 Lux signifikant ($p < 0,05$) weniger gefressen als rote und grüne. Daß dies nicht auf eine Präferenz der Fische für gefärbte Daphnien zurückzuführen ist, zeigt der 10-Lux-Versuch, in dem trotz durch stärkeres Licht verbesserte Unterscheidbarkeit der Daphnien

von den Fischen nicht selektiert wurde. Der selektive Effekt bei 0,5 Lux dürfte somit dadurch bedingt sein, daß hier die Sichtbarkeit der Daphnien wesentlich durch die Färbung bestimmt war, während dies bei 10 Lux keine Rolle mehr spielte, da hier alle Tiere ohnehin gleich gut sichtbar waren. Es konnte allerdings nicht nachgewiesen werden, ob die Fische in der Lage sind, rote und grüne Tiere zu unterscheiden, wenngleich dies als wahrscheinlich angenommen werden kann (Schnurmann 1920).

Obwohl es äußerst schwierig ist, die Auswirkungen der Sichtbarkeit der Plankter auf ihre Überlebenschance im Freiland zu erkennen, darf wohl angesichts der geringen Lichtwerte während der Freßphase der Fische einerseits und der stark verschiedenen Färbungsgrade der Planktonarten andererseits eine gewisse Bedeutung dieses Mechanismus als selektierender Faktor angenommen werden. Hinweise darauf ergaben sich aus der Analyse der Darminhalte von in den Seen gefangenen Fischen (siehe 3.2.4.2).

3.2.3 Selektion durch die Fluchtfähigkeit der Plankter

Bereits der Versuch, mit Hilfe einer Pipette aus einer Probe lebenden Zooplanktons einzelne Individuen herauszufangen, demonstriert eindrucksvoll die durch unterschiedliche Bewegungsweisen der Arten sehr verschiedene Fähigkeit zu erfolgreicher Flucht. Rotatorien und Bosminen beschreiben mit gleichmäßig langsamer Geschwindigkeit leicht vorherzuahnende Bahnen, Daphnien bewegen sich meist in Sprüngen

etwa gleicher Amplitude. Bei Störung der Tiere wird diese nur wenig, Frequenz und Richtung aber erheblich verändert. Die Bewegung der Copepoden dagegen ist äußerst unregelmäßig in Richtung, Amplitude und Frequenz. Bei Beunruhigung werden ganze Serien von weiten und sehr schnellen Sprüngen über Entfernungen von mehreren Zentimetern ausgeführt.

In einem Experiment wurden Fischen Mischungen aus adulten Copepoden (CYCLOPS STRENUUS), Daphnien (D. HYALINA) und Bosmina (LONGIROSTRIS) (Größen zwischen 0,6 und 1,1 mm) angeboten. Die Versuche fanden bei hellem Licht (500 Lux) und einer Gesamtdichte von 4 Tiere/L statt, damit beobachtet werden konnte, wie oft jeder Beutetyp angegriffen wurde, und wie oft ihm die Flucht gelang. Abb. 22 zeigt, daß in diesem Experiment der selektive Effekt, also der Proportz, in dem die drei Typen tatsächlich gefressen wurden, nicht nur auf der Präferenz der Fische (Angriffe), sondern wesentlich auch von der Fähigkeit der Plankter zur Flucht bestimmt wurde.

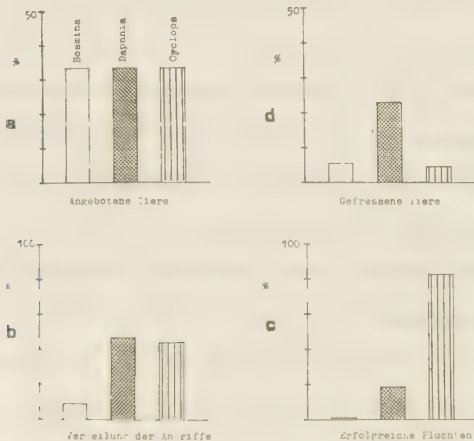


Abb. 22.

Ergebnis von Auswahlversuchen mit drei Beutetypen mit sehr unterschiedlicher Beweglichkeit. Zu unterscheiden ist der selektive Effekt durch aktive Wahl(b) und Fluchtfähigkeit (c)

Copepoden waren mit 82,8 % erfolgreicher Fluchten die weit- aus besseren Entkommer gegenüber Daphnien (18,7 %) und Bos- minen (1,3 %). Weitere Versuche gleichen Aufbaues, ledig- lich nur mit Cyclops und Daphnia bei völliger Dunkelheit, bei denen natürlich die Anzahl der Fluchten nicht beobach- tet werden konnte, ergaben ein Verhältnis zwischen gefresse- nen Daphnien zu gefressenen Copepoden von 74,2 zu 2,8 %, also einen noch verstärkten selektiven Effekt, der offenbar durch unterschiedliche Fluchtfähigkeit bedingt war, da nicht anzunehmen ist, daß die Fische bei Dunkelheit besser aktiv auswählen können als bei hellem Licht.

3.2.4 Die aktive Selektivität der Fische

Im bisherigen wurden nur Mechanismen aufgeführt, die zu einer selektiven Wirkung der Fische als Räuber im Plankton führen, ohne daß die Fische selbst aktiv selektieren. Es kann jedoch leicht gezeigt werden, daß darüber hinaus die Fische zu verschiedenen Planktontypen unterschiedliche Prä- ferenzen haben.

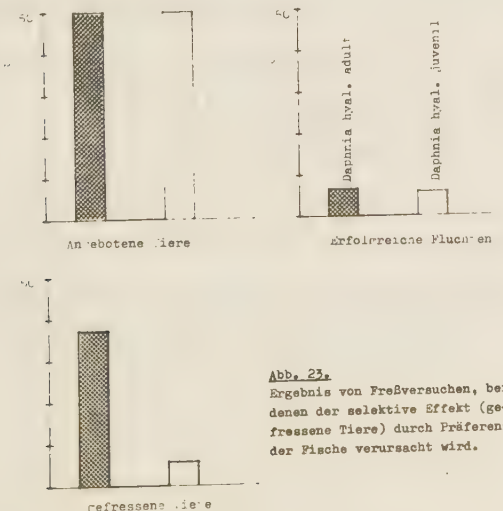


Abb. 23.
Ergebnis von Fraßversuchen, bei denen der selektive Effekt (ge- fressene Tiere) durch Präferenz der Fische verursacht wird.

Abb. 23 zeigt das Ergebnis von Freßversuchen, die im Aufbau völlig den unter 3.2.3 geschilderten entsprachen, mit dem einzigen Unterschied, daß hier nur kleine und große DAPHNIA HYALINA (Länge $0,62 \pm 0,23$ mm bzw. $1,04 \pm 0,36$ mm) zu gleichen Teilen angeboten wurden. Wiederum wurden die Angriffe und die Fluchten der Daphnien registriert. Auch hier zeigte sich ein starker selektiver Effekt, 74,3 % der großen wurden gegenüber 11,6 % der kleinen Tiere gefressen, wobei diese Häufigkeiten genau dem Verhältnis der Angriffe auf große bzw. kleine Daphnien entsprachen. Die Zahl der erfolgreichen Fluchten hatte mit 6,7 % bzw. 5,9 % so gut wie keinen Einfluß auf die Selektion.

Daß in diesen Versuchen die unterschiedliche Wahrnehmbarkeit der beiden Daphniengrößen eine ausschlaggebende Rolle gespielt haben könnte, kann durch die häufige Beobachtung ausgeschlossen werden, daß Fische von der Verfolgung kleiner Daphnien in ihrer unmittelbaren Nähe abließen, wenn sie in mehreren Zentimetern Entfernung eine große sahen, und auch oft an kleinen in sehr geringem Abstand vorbei in Richtung auf entfernte große vorbeischwammen. Es kam sogar vor, daß Fische eine eben gefangene kleine Daphnie ausspiesen und sich einer großen zuwandten.

Somit kann der selektive Effekt in diesen Versuchen der aktiven Auswahl der Fische zugeschrieben werden, ein Ergebnis, das mit früheren Experimenten (Bohl 1974, Jacobs 1979) in Einklang steht.

3.2.4.1 Selektivitätsindex D

Um ein quantitatives Maß dafür zu erhalten, wie stark ein Beutetyp in einem System mehrerer Arten von den Fischen bevorzugt gefressen bzw. gemieden wird, ist es erforderlich, die Anzahl dieses Types im Darm der Fische mit seiner Anzahl im Nahrungsangebot zu vergleichen.

Ich ging davon aus, daß das Nahrungsangebot diejenige Planktonzusammensetzung ist, die in der Tiefe im See angetroffen wird, in der die Fische sich aufhalten (siehe 2.2.2).

Ein Index für die Selektivität sollte von der absoluten Beutedichte unabhängig formuliert werden, da im Plankton das dem Fisch zur Verfügung stehende Nahrungsangebot praktisch nicht quantifizierbar ist. Deshalb ist die Verwendung der relativen Häufigkeiten des jeweiligen Beutetypes im Darm der Fische (r) und im Plankton (p) angebracht.

Ivlev (1961) schlägt die Form

$$I = \frac{r - p}{r + p}$$

als Maß für die Selektivität vor.

Dieser Ausdruck entspricht der aus den Mortalitätsraten m_A einer Art A und m_T aller Planktonarten zusammen formulierten Version

$$I = \frac{m_A - m_T}{m_A + m_T} ,$$

wobei die Mortalität m definiert ist als

$$m = \frac{dN}{dt \cdot N} .$$

N : Populationsgröße der Beute

t : Zeit

Der Index I bietet den Vorteil, für negative (meidende) und positive (bevorzugende) Selektion symmetrische Skalenweiten zu haben. Sein Nachteil, nicht von den relativen Häufigkeiten der Arten im Plankton unabhängig zu sein, kann hier durch Anwendung seiner von Jacobs (1974) modifizierten Form

$$D = \frac{m_{T-A} - m_A}{m_{T-A} + m_A} = \frac{r-p}{r+p-2rp}$$

vermieden werden.

(m_{T-A} : Mortalität des gesamten Planktons außer der Art A).

Wird ein Beutetyp entsprechend seiner relativen Abundanz im Plankton, also unselektiv, gefressen, gilt $D = 0$. Bei Bevorzugung oder Meiden eines Types nähert sich D je nach

dem Ausmaß dieser Selektivität mehr oder weniger +1 bzw. -1 an.

Im Folgenden wird dieser Selektivitätsindex D verwendet.

3.2.4.2 Selektionskriterien

Planktonarten unterscheiden sich in einer großen Anzahl von Eigenschaften: Farbe, Transparenz, Bewegungsweise, Gestalt, Anzahl und Form der Körperanhänge und anderer Strukturen, Zahl der mitgeführten Eier, und vor allem in der Körpergröße. Es gibt eine Reihe von Hinweisen, daß alle diese Eigenschaften Fische bezüglich ihrer Präferenz beeinflussen können. Die meisten dieser Parameter sind bei der großen Artenvielfalt eines Sees einer vergleichenden Quantifizierung nur sehr schlecht zugänglich, so daß ich mich darauf beschränkte, Selektivität nach der Körpergröße der Tiere zu untersuchen. Da sich die verschiedenen Planktonarten in ihrer Größe teilweise sehr stark unterscheiden (Länge zwischen ca. 0,2 bis über 20 mm), kann sich das Selektionskriterium Größe auch stark in einer Selektion nach Arten niederschlagen, wobei ich im Bewußtsein der Problematik eines quantitativen Vergleiches der Planktonarten keinen Anspruch darauf erheben möchte, zwischen größen- und artspezifischer Selektion zu unterscheiden.

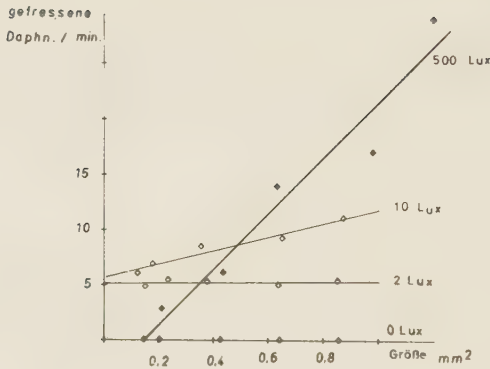


Abb. 24.

Die Beziehung der Körpergröße der Daphnien zu der Freileistung der Fische bei verschiedenen Lichtintensitäten. Die Steigung der Regressionsgeraden ist ein Maß für die Stärke der Selektion. Erläuterung im Text.

In Abb. 24 sind die Ergebnisse von Laborversuchen zur Größenselektivität zusammengestellt. Jeweils fünf unterschiedliche Größengruppen von DAPHNIA HYALINA wurden bei verschiedenen Lux-Werten gleichzeitig angeboten. Die Tiere waren durch Siebe verschiedener Maschenweite aus den gezüchteten Kulturen isoliert und gruppenweise unter dem Mikroskop vermessen worden. Für jede Gruppe ist die mittlere Körperlänge (Scheitel bis Spina-Ansatz) angegeben. Für jede Lichtstufe wurden 18 bis 20 Versuche durchgeführt. Die Korrelationsdaten aus den Ergebnissen waren:

Lux	Körperlänge-Freßrate		Körperlänge-D	
	r	p	r	p
0	0,60	0,14	0,62	0,13
0,5	0,13	0,42	0,14	0,42
2,0	<u>0,79</u>	<u>0,05</u>	<u>0,81</u>	<u>0,05</u>
10	<u>0,98</u>	<u>0,003</u>	<u>0,98</u>	<u>0,003</u>
500	<u>0,97</u>	<u>0,004</u>	<u>0,99</u>	<u>0,001</u>

Die Abhängigkeit des Selektivindex D von der Körpergröße der Daphnien weicht erst über 0,5 Lux signifikant von der Waagerechten ab (siehe obige Tabelle) und nimmt insgesamt mit steigender Lichtintensität zu.

Die aktive Selektion der Fische, also die Bevorzugung großer Daphnien, wird also mit der Helligkeit größer. Dieser Effekt kann nicht allein auf verschiedener Sichtbarkeit beruhen, da kleinere, und damit möglicherweise zunächst schlechter sichtbare Tiere erst zwischen 10 und 500 Lux mit geringerer absoluter Rate gefressen werden, obwohl sie dann ja besser sichtbar sein müssen als bei weniger als 10 Lux. Dies ist aus der Regressionslinie für 500 Lux in Abb. 24 zu erkennen.

Natürlich nahm bei diesen Versuchen die mittlere absolute Freßrate entsprechend Abb. 20 mit dem Licht zu, bedingt durch bessere Sichtbarkeit der Daphnien. Durch Unterschiede in der Sichtbarkeit aber ergab sich kein nachweisbarer selektiver Effekt.

Der Vergleich der in den Seen durch Untersuchung von Plankton und Darminhalten von 712 Fischen ermittelten D-Werte für jede Planktonart über den ganzen Untersuchungszeitraum zeigt, daß das Prinzip der Größenselektivität in der Tendenz auch hier erfüllt ist.

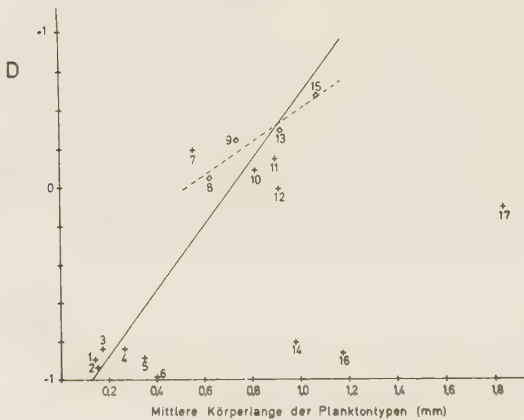


Abb. 25.

Die Beziehung zwischen der Körpergröße und den D-Werten der Planktonarten aus den Seen. Bei der Berechnung der Regressionslinie (durchgezogen) wurden die Arten 16, 16 und 17 nicht berücksichtigt (Begründung im Text). Die unterbrochene Linie stellt die Beziehung innerhalb der Caphnia (8, 9, 13 und 15) dar. (1-Polyarthra, 2-Filina, 3-Keratella c., 4-Keratella juv., 5-Neuphila, 6-Keratella, 7-Bosmina, 8-Daphnia c. juv., 9-Daphnia b. juv., 10-Alona, 11-Ceriodaphnia, 12-Diaphanosoma, 13-Daphnia c. adult., 14-Cyclopoiden, 15-Daphnia b. adult., 16-Calanoiden, 17-Leptodora).

In Abb. 25 sind die D-Werte der einzelnen Arten, geordnet nach ihrer Körperlänge (gemessen an je mindestens 100 Individuen, ohne Berücksichtigung der Körperanhänge) aufgetragen. Lediglich Cyclopoiden, Calanoiden und LEPTODORA KINDII fallen deutlich aus dieser positiven Beziehung heraus. Nach den in 3.2.2 und 3.2.3 erörterten Selektionsmechanismen

liegt die Vermutung nahe, daß hierfür die extreme Fluchtfähigkeit der Copepoden bzw. die besonders schlechte Sichtbarkeit der Leptodoren wegen ihrer ungewöhnlichen Durchsichtigkeit überwiegen und möglicherweise die aktive Selektivität der Fische überlagern.

Unter Auslassung dieser drei Typen ist die Korrelation der mittleren Körperlängen der Planktonarten mit ihren Selektivitätsindizes mit $r = 0,91$ und $p < 0,001$ hoch signifikant. Abb. 25 zeigt die Regression.

Trotz dieser hohen Korrelation entsteht der starke Eindruck, als selektierten die Fische zumindest zusätzlich zwischen Rotatorien und Cladoceren, denn für die beiden taxonomischen Gruppen ergeben sich völlig voneinander getrennte Punktwolken in Abb. 25, obwohl die Größenspektren von beiden Gruppen ohne große Lücke aneinander anschließen.

Besonders deutlich ist dies anhand der stark unterschiedlichen D-Werte von Kellikottia und Bosmina trotz der wenig verschiedenen Körpergrößen zu erkennen. Die Vermutung liegt nahe, daß auch nach Körperform, Bewegungsweise oder anderen Kriterien selektiert wird.

Innerhalb der bezüglich dieser Eigenschaften sehr einheitlichen Gruppe der Daphnien kann aber eine signifikante Beziehung zwischen Körperlänge und D-Wert gefunden werden ($r = 0,94$; $p < 0,01$), so daß diese Selektion nach Körpergröße sicherlich auch im Freiland eine wesentliche Rolle spielt.

3.2.4.3 Dichteabhängigkeit der Selektivität

Sofern die Fähigkeit zur Beutewahl auf der Voraussetzung beruht, daß die Fische die verschiedenen Beutetypen gleichzeitig sehen, sollte die Schärfe der aktiven Auswahl unter den Beutetieren zunehmen, wenn mehr verschiedene Typen gleichzeitig im Sichtkreis der Fische sind und somit einen Vergleich erleichtern. Bei konstanter Lichtintensität und Wassertrübung ist die Anzahl gleichzeitig sichtbarer Tiere ihrer Dichte proportional. Es ist somit zu vermuten, daß zwischen dem Selektivitätsindex D und der Dichte der Plankter eine positive Beziehung besteht, wenigstens in den Bereichen, in denen der Fisch überhaupt die Chance hat, mehrere Beutetiere zugleich zu sehen, ohne durch zu viele von ihnen behindert zu werden.

In Laborversuchen mit großen und kleinen Daphnien (0,64 bzw. 1,37 mm), die mit gleichen relativen Häufigkeiten in verschiedenen Gesamtdichten bei 100 Lux den Fischen angeboten wurden, bestimmte ich als Parameter der Selektivität die D -Indizes der großen Daphnien in Abhängigkeit der Beutedichte (Abb. 26).

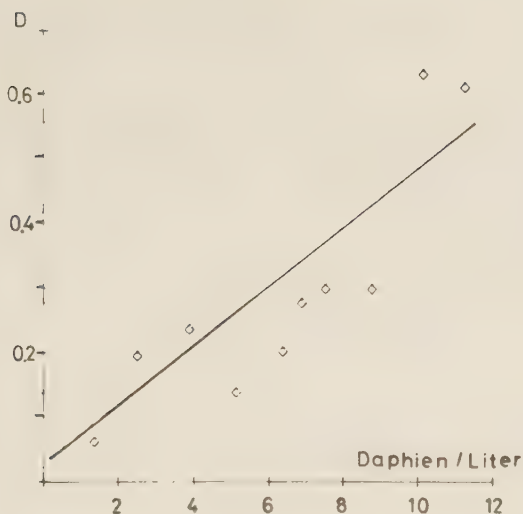


Abb. 26.

Die Beziehung zwischen der Beutedichte und dem Selektivitätsindex D, dargestellt als der D-Wert der großen Daphnien aus einem Gemisch von jeweils gleich vielen großen und kleinen Tieren.

Die Beziehung ist mit $r = 0,87$ und $p < 0,001$ hoch signifikant für den Bereich von ca. 1 bis 10 Tiere/Liter.

Für die Betrachtung der Selektivität der Fische im Freiland in Abhängigkeit von der Beutedichte ist die Verwendung der D-Werte der vielen einzelnen Arten wegen sehr unübersichtlich. Ein zwar grobes, aber hinreichendes Maß für die Nahrungselektivität kann das Verhältnis der Ebenmäßigkeiten der Artenverteilungen im Plankton und in den Fischdärmen darstellen.

Bei unselektivem Fressen ist die relative Häufigkeit jeder Art im Darm gleich ihrer Häufigkeit im Wasser, also sind auch die Häufigkeitsverteilungen gleich. Diese können als vom Shannon-Diversitätsindex abgeleitete Eveness gemessen werden:

$$E = \frac{-\sum p_A \cdot \ln p_A}{\ln N}$$

p_A : relative Abundanz der Arten

N : Anzahl der Arten

E kann Werte von 0 bis + 1 annehmen (siehe 2.2.2). Als der Gleichverteilung E komplementär kann deshalb als Maß für die ungleiche Verteilung der Häufigkeiten bzw. für das Dominieren einer oder weniger Arten der Ausdruck

$$U = 1-E$$

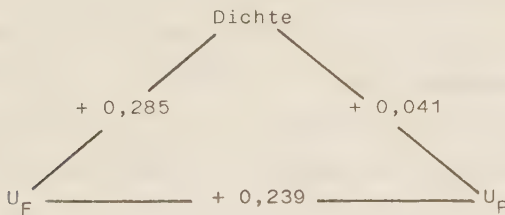
angewandt werden.

Die Unebenmäßigkeit (Dominanz) der U_F der relativen Artenverteilung in den Fischdärmen spiegelt wieder, wie weit das gesamte Spektrum der potentiellen Nahrungstypen im See von den Fischen ganz oder eingeschränkt ausgeschöpft wird, mit anderen Worten: wie eng sich die Fische auf einzelne Arten selektiv beschränken. Welche Arten dabei selektiert werden, ist mit diesem Verfahren nicht zu erfassen. U_F kann dennoch

zunächst als vereinfachtes Maß für die Stärke der Selektivität gelten.

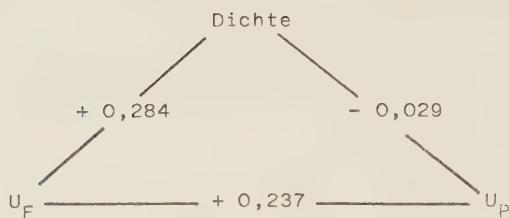
Bei der Prüfung, wie weit U_F von der Planktondichte beeinflusst wird, gilt es jedoch zu berücksichtigen, daß U_F mit hoher Wahrscheinlichkeit von der Dominanz in der Artenverteilung des Planktons im See U_P abhängt, die sich möglicherweise ihrerseits mit der Planktondichte ändert.

Um diese Zusammenhänge zu klären, errechnete ich zunächst die einfachen linearen Korrelationen zwischen diesen drei Variablen aus 42 Fällen. Es ergaben sich folgende Korrelationskoeffizienten:



Alle drei r -Werte liegen unterhalb der Signifikanzgrenze.

Aus der partiellen Korrelationsanalyse, bei der die Beziehung zwischen je zwei Parametern unter Ausschaltung des Einflusses des dritten dargestellt wird, ergaben sich die Koeffizienten:



Die Beziehung zwischen der Planktondichte im See und der Artendominanz in den Fischdärmen ist also unter Ausschaltung des Einflusses der Artendominanz des Planktons mit $r = 0,284$ nur zu 91 % wahrscheinlich (Die Signifikanzgrenze für $p = 0,05$ liegt bei $r = 0,314$).

Eine signifikante Zunahme der Selektivität der Fische im See mit steigender Planktondichte, wie sie nach den Ergebnissen der Laborexperimente zu erwarten war, konnte also auf diese Weise zwar wahrscheinlich gemacht, aber nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Es ist jedoch leicht vorstellbar, daß der Einfluß der Verschiedenheit von Sichtbarkeit und Fluchtfähigkeit der Plankter, sowie die Veränderung des Beutewahrverhaltens der Fische durch die relativen Artenhäufigkeiten im Plankton (siehe 3.2.4.6) im See eine mögliche Dichteabhängigkeit der Selektivität so stark überlagern, daß sie hier nur angedeutet gefunden werden konnte. Die mit $r = 0,237$ zwar nicht signifikante, aber relativ hohe Korrelation zwischen der Dominanz im Plankton und der in den Fischdärmen deutet darauf hin, daß die im Plankton vorherrschenden Arten in der Regel auch in den Därmen besonders stark vertreten sind.

3.2.4.4 Die Abhängigkeit des Selektivitätsindex von der Größe der Fische

Da die absolute Beutegröße als Kriterium der aktiven Auswahl offenbar eine wesentliche Rolle spielt, könnte erwartet werden, daß auch das Größenverhältnis zwischen Räuber und Beute, somit auch die Größe der Fische als die Selektivität beeinflussender Faktor wirksam ist. Im Labor wurden wiederum große und kleine Daphnien (1,12 bzw. 0,51 mm) Rotfedern unterschiedlicher Körpergröße (gemessen als Gesamtlänge) angeboten und der Selektivwert D jeweils für die großen Daphnien ermittelt.

Das Ergebnis dieser Versuche:

Fischgröße (mm)	D-Wert	Anzahl der Versuche
22	0,63	9
41	0,58	12
55	0,67	10
69	0,61	8
82	0,59	10
93	0,62	12

Es ergab sich aus der Korrelation mit $r = 0,14$ und $P = 0,60$ kein Hinweis auf eine Abhängigkeit der Größenselektivität von der Fischgröße. Da sich Rotfedern einer Größe über etwa 6 cm als in die Laborsituation schlecht eingewöhnbar erwiesen, dieses Ergebnis also als Folge durch Streß gestörten Verhaltens der Tiere verursacht sein könnte, war es sinn-

voll, die Frage nach dem Einfluß der Fischgröße an den Freilandfängen zu klären.

An jeweils zum gleichen Zeitpunkt an der gleichen Stelle gefangenen Fischen, die also aus der gleichen Planktonumgebung kamen, wurde die mittlere Größe der in den Därmen enthaltenen Plankter durch Messung bestimmt und mit der Länge der Fische verglichen. In keinem der 37 Fälle mit insgesamt 417 Fischen ergab sich ein Hinweis auf eine solche Beziehung, p war nie kleiner als 0,3.

Allerdings zeigte es sich, daß Fische aller vier Arten ab einer Körperlänge von etwa 12 bis 15 cm im Plankton keine Rolle mehr spielten. Ihre Därme enthielten zu jeder Tageszeit fast ausschließlich Anfluginsekten (Alburnus), Pflanzenteile, wie etwa Reste der Unterwasserblätter von NUPHAR LUTEA (Scardinius und Rutilus), oder durch grundelnde Ernährungsweise aufgenommenen Sand und Schlamm (Abramis). Nur insofern konnte eine von der Größe der Fische abhängige Nahrungsselektion gefunden werden.

3.2.4.5 Die Abhängigkeit des Selektivitätsindex von der Fischart

Da das Zooplankton von einem großen Spektrum an Altersstadien der Fische in gleicher Weise als Nahrungsquelle ausgeschöpft wird, galt es zu prüfen, ob zwischen den untersuchten Fischarten Unterschiede bezüglich der bevorzugten Beutearten oder -größen bestanden.

Es wurden die Größen der in den Därmen enthaltenen Planktonpartikel aus den Freilandfängen bestimmt, die Arten registriert und nach Fischarten getrennt aufgerechnet und verglichen. Unterschiede zwischen den Fischarten ergaben sich hierbei nicht.



Abb. 27.
Die relativen Häufigkeiten der Planktonarten in den Därmen von in den Seen gefangenen Fischen. Unterschiede zwischen den Fischarten sind nicht signifikant.
(1=Keratella qu., 2=Keratella c., 3=Mellicottia, 4=Filina, 5=Polyarthra, 6=Calanoiden, 7=Cyclopoiden, 8=Nauplien, 9=Bosmina, 10=Diaphanosoma, 11=Daphnia h. adult, 12=Daphnia h. juvenil, 13=Daphnia c. adult, 14=Daphnia c. juvenil, 15=Leptodora, 16=Ceriodaphnia).

Demzufolge war auch die Spezialisierung einzelner Fischarten auf bestimmte Planktontypen nicht zu erwarten. Im Abb. 27 sind die relativen Häufigkeiten der in den Därmen gefundenen Arten nach Fischarten getrennt aufgetragen. Die Daten stammen aus der Analyse von 712 Fischdärmen aus allen Jahreszeiten und allen acht Seen. Unterschiede zwischen den

Blockdiagrammen sind nicht nachweisbar, Abweichungen sind durch Zufallsstreuung erklärbar, oder durch die Tatsache, daß die relative Artenhäufigkeiten der Fische in den einzelnen Seen, und damit in verschiedenen Plankton-Umgebungen nicht gleich waren (siehe auch Tabelle 2).

3.2.4.6 Die Abhängigkeit des Selektivitätsindex von den relativen Abundanzen der Planktonarten

Nach den in Abb. 25 dargestellten Selektivitätsindizes D für die einzelnen Planktonarten läßt sich, abzüglich der selektiven Effekte durch Fluchtfähigkeit und Transparentunterschiede, eine Skala der Präferenz der Fische für die einzelnen Arten aufstellen, nach der jeder Art eine relative Präferenzwertigkeit zukommt.

Es ist biologisch nicht wahrscheinlich, daß die Fische in der Lage sind, bei verschiedenen Arten- und Dichteverhältnissen im Plankton jeder Art einen bestimmten Freßwert zuzuordnen und sie mit einem absoluten Index D auszuwählen. Vielmehr ist anzunehmen, daß erst der simultane Vergleich mehrerer Beutetypen ein selektives Fressen ermöglicht. In diesem Fall sollte der D-Wert jeder Art keine absolut konstante Größe sein, sondern von der Beutezusammensetzung, d. h. von den relativen Häufigkeiten der Arten abhängen.

In einer Serie von Versuchen wurden die relativen Häufigkeiten von großen und kleinen DAPHNIEN HYALINA (mittlere Länge 0,92 bzw. 0,68 mm) variiert, und für jede Häufigkeit in je

zehn Versuchen bei 100 Lux der Selektivitätsindex bestimmt. Die Größe der Fische lag zwischen 42 und 55 mm. In Abb. 28 ist die Beziehung der D-Werte zu den relativen Häufigkeiten der großen Daphnien dargestellt. Die Abhängigkeit ist mit $r = 0,91$; $p < 0,01$ hoch signifikant.

Die Regression für kleine Daphnien folgt entsprechend der gleichen Beziehung. Die Selektion gegen beide Beutegrößen steigt also mit ihrer jeweiligen Häufigkeit.

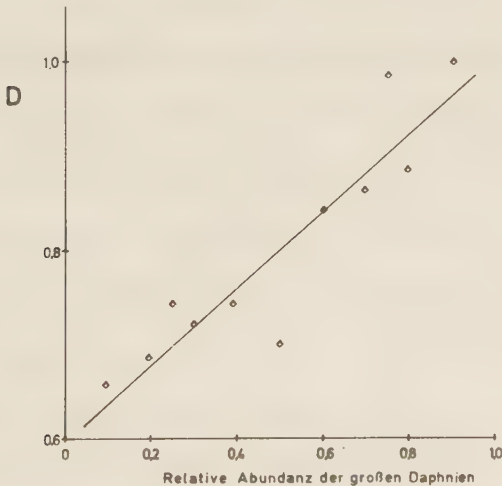


Abb. 28.

Die Beziehung zwischen der relativen Abundanz und der Selektion großer Daphnien in einem System mit nur zwei Beutegrößen.

In einem Gegenversuch wurden Daphnien einer Größe (mittel 0,87 mm), die rot oder grün gefärbt waren (siehe 3.2.2.2) in verschiedenen Kombinationen angeboten, ohne daß eine Veränderung der D-Werte zu verzeichnen war. Beide Typen

wurden proportional ihrer Häufigkeit unselektiv gefressen.

Da bei einheimischen Knochenfischen Farbenblindheit a priori nicht angenommen werden kann (Schnurmann 1920), was besonders bezüglich der Unterscheidung von rot und grün besonders auch durch das Balzverhalten des Stichlings allgemein bekannt ist, kann angenommen werden, daß in diesen Versuchen die Fische zwar in der Lage waren, die verschiedenen gefärbten Daphnien zu unterscheiden, jedoch keinen der beiden Typen bevorzugten.

Dies legt den Schluß nahe, daß eine Häufigkeitsabhängigkeit der Selektivitätsindeizes nur auftritt, wenn die Häufigkeiten von Arten mit von vornherein unterschiedlicher Attraktivität verändert werden. Der Selektionsindex wird also nicht nur davon abhängen, wie häufig der jeweilige Typ selbst ist, sondern wesentlich auch davon, welche Alternativ-Typen wie häufig sind.

Die Frage nach der Abhängigkeit des D-Wertes einer Art von der eigenen bzw. der Häufigkeit anderer Beutearten im Freiland zu lösen, ist wegen der großen Auswahl gleichzeitig vorhandener Arten außerordentlich schwierig. Eine einfache Matrix linearer Korrelationsdaten zwischen Häufigkeiten und D-Werten kann nur wenig Aufschluß geben, da zu erwarten ist, daß sich die verschiedenen Beziehungen zwischen den Variablen in diesem multidimensionalen System gegenseitig so stark überlagern, daß sie sich nicht in den Korrelations-

koeffizienten ausdrücken. Unter der vereinfachenden, und biologischen Verhältnissen oft nicht entsprechenden Annahme, die einzelnen Beziehungen seien linear und in ihrer gegenseitigen Beeinflussung additiv, kann dieses Problem mit der Anwendung der partiellen Korrelationsanalyse umgangen werden, bei der zur Untersuchung der Beziehung zweier Größen die anderen "künstlich" konstant gehalten werden, und ihr möglicher Einfluß damit ausscheidet (Kontrollvariablen).

Bei den im Folgenden aufgeführten Korrelationen ist stets die gesamte Planktondichte partiell ausgeschlossen.

Zunächst untersuchte ich, ob in den Freilandfängen eine den Laborergebnissen entsprechende Beziehung zwischen der eigenen Abundanz einer Art und ihrem Selektivwert zu finden war. Selbst wenn eine solche Beziehung von der Abhängigkeit von der Häufigkeit anderer Arten überlagert wäre, müßte sie erkennbar werden, wenn man jeweils die Häufigkeit einer der anderen Arten als Kontrollvariable konstant hält. Zugleich gibt eine solche Betrachtung einen Eindruck, wie stark welche Artenhäufigkeiten die Beziehung überdecken.

Aus der Tabelle 4 ist zunächst zu ersehen, daß die Korrelationsdaten der Häufigkeiten jeder Art mit ihrem eigenen D-Wert kaum verändert werden, wenn man die Häufigkeiten anderer Arten aus der Beziehung ausblendet, die gegenseitige Beeinflussung ist also nicht stark.

Signifikanz auf dem Niveau von $p \leq 0,05$ in den KERATELLA QUADRATA ist stets mit größerer Abundanz einer stärkeren Selektion unterworfen, für D. HYAL JUVENIL gilt dies nur für einige Fälle, für Bosmina meist, wobei die Korrelationsdaten der anderen Fälle immer in der gleichen Richtung liegen und sich meist nur knapp unter der Signifikanzgrenze bewegen.

Im Gegensatz dazu verhalten sich die D-Werte von adulten Cyclopoiden und Calanoiden umgekehrt wie ihre Häufigkeiten, die Beziehung ist stets negativ, bei Calanoiden meist signifikant. Bei allen anderen Arten ist die Abhängigkeit weit von einer Signifikanz entfernt, immerhin aber in den meisten Fällen positiv.

Grundsätzlich konnte eine Beziehung zwischen der relativen Häufigkeit einer Planktonart und ihrem Selektivitätsindex in den Seen festgestellt werden. Signifikanz in dieser Beziehung ergab sich jedoch nur bei den Arten KERATELLA QUADRATA und BOSMINA LONGIROSTRIS (siehe auch Kucklentz 1975). Ebenfalls signifikant, aber in zunächst unerwarteter Richtung, war die Beziehung bei den Calanoiden.

Noch erheblich schwieriger gestaltet sich die Beantwortung der Frage nach der gegenseitigen Beeinflussung der Planktonarten bezüglich ihrer Selektivitätsindizes. Um hier eindeutige Aussagen zu machen, wäre es nötig, eine große Zahl von Artenhäufigkeiten gleichzeitig aus der Korrelation partiell

Tabelle 4. Korrelationskoeffizienten zwischen relativer Abundanz und Selektionsindex jeweils einer Planktonart *).

	Keratella quadrata	Keratella cochlearia	Kellicottia longisp.	Calanoiden	Cyclopoiden	Nauplien	Bosmina longirostris	Diaphanosoma brach.	Daphnia hyal. adult	Daphnia hyal. juvenil	Daphnia cuc. adult	Daphnia cuc. juvenil	Leptodora kindii	Ceriodaphn. quadrang.	Unter Ausschluss von
[.82]	.11	.08	[.30]	-.21	-.18	[.27]	.03	-.00	.23	.08	.03	.03	-.18		Keiner Art
.03	.05	[.31]	-.20	-.15	[.28]	.20	-.13	[.28]	.13	.06	.02	-.14			Kerat. qu.
[.81]	.07	-.22	-.14	-.17	[.28]	.04	.00	.21	.06	.04	.03	-.14			Kerat. c.
[.81]	.10	-.24	-.11	-.19	.15	.08	-.03	.23	.10	.07	.04	-.16			Kellic. l.
[.79]	.06	.04	-.16	-.12	.26	.14	-.05	.22	.08	.03	.04	-.17			Calanoiden
[.80]	.07	.04	[.27]	-.18	.21	.04	-.01	.24	.08	.03	.03	-.15			Cyclopoiden
[.81]	.10	.07	[.27]	-.22	[.29]	.01	-.01	.23	.08	.05	.03	-.17			Nauplien
[.83]	.12	.05	[.32]	-.28	-.20	.10	-.05	[.28]	.16	.01	.01	-.17			Bosmina l.
[.80]	.10	.07	-.23	-.21	-.20	.21	-.12	.19	.01	.01	.04	-.17			Diaphan. b.
[.78]	.10	.10	[.28]	-.21	-.20	.25	.19	.21	.04	.03	.01	-.21			Daphn. h. ad.
[.84]	.13	.10	[.30]	-.21	-.20	[.26]	.04	.01	.02	.02	.00	-.23			Daphn. h. juv.
[.83]	.12	.09	[.31]	-.21	-.21	[.30]	.10	.01	.18	.03	.04	-.20			Daphn. c. ad.
[.82]	.01	-.07	[.30]	-.21	-.21	[.27]	.05	-.01	.23	.08	.03	-.18			Daphn. c. juv.
[.82]	.10	.10	[.31]	-.21	-.17	.25	.03	-.02	[.30]	.00	.01	-.19			Leptod. k.
[.82]	.10	.08	[.29]	-.20	-.18	[.26]	.02	-.02	.03	.12	.03	.00			Ceriod. qu.

*) Signifikante Koeffizienten ($p < 0,05$) eingerahmt.

Tabelle 5. Partielle Korrelationskoeffizienten zwischen den Abundanz und Selektionsindizes der Planktonarten untereinander. *)

	Selektivitätsindex 0								
relative	Keratella qu.	Keratella coch.	Kellicottia l.	Copepoden adult	Nauplien	Bosmina l.	Diaphanosoma b.	Daphnia h.	Daphnia c.
Abundanz									
Keratella qu.		-.03	.00	-.03	.04	-.12	-.09	.00	-.03
Keratella c.	-.01		-.03	.12	.01	-.09	-.05	.00	.02
Kellicottia	.09	.04		-.02	.10	.03	.00	-.01	.01
Copepod. ad.	.02	.11	.03		-.07	.03	-.02	.03	.12
Nauplien	-.04	-.08	-.03	-.19		-.10	.10	-.13	-.10
Bosmina l.	[.33]	-.26	[.29]	-.03	.11		-.11	-.09	-.19
Diaphanosoma	[.29]	[.28]	-.21	.07	.83	-.20		-.10	-.12
Daphnia h.	[.36]	[.31]	[.28]	-.06	.03	[.33]	[.30]		[.29]
Daphnia c.	[.34]	[.28]	[.29]	.00	.10	[.38]	-.20	-.19	

*) Signifikante Koeffizienten ($p < 0,05$) eingerahmt.

auszuschließen. Allerdings steigt der mathematische Aufwand mit jeder weiteren Kontrollvariablen derartig an, daß selbst in den SPSS-Programmen des Leibnitz-Rechenzentrums mit maximal 5 Kontrollvariablen gearbeitet werden kann. Um dennoch dieses Verfahren anwenden zu können, mußte ich die betrachteten Arten in ihrer Zahl sinnvoll beschränken. Arten, die im Mittel weniger als 0,1 % des Planktons ausmachten, wurden außer Acht gelassen, Cyclopoiden und Calanoiden zusammengefaßt, ebenso junge und adulte DAPHNIA HYALINA bzw. CUCULLATA. Auf diese Weise wurde die Variablenliste auf 9 Arten reduziert. In mehreren Rechengängen, in denen jeweils 5 Häufigkeiten in verschiedenen Kombinationen ausgeschlossen wurden, entstanden mehrere Korrelationsmatritzen, deren Koeffizienten jeweils gemittelt und zu einer Matritze verarbeitet wurden. Dieses Verfahren erschien mir angesichts der geringen Streuung der r-Werte (Tabelle 4) zulässig. Das Ergebnis zeigt Tabelle 5. Die Signifikanzgrenze ($p \leq 0,05$) liegt bei $r = 0,285$.

Die Häufigkeit der Rotatorien läßt keinerlei Auswirkung auf die Selektivwerte von Copepoden und Cladoceren erkennen. Im Gegensatz dazu sind ihre D-Werte stark von den Abundanzen der Cladoceren negativ beeinflußt. Je mehr Cladoceren demnach vorhanden sind, desto mehr werden Rotatorien von den Fischen als Nahrung abgelehnt.

Eine gegenseitige Beeinflussung unter den Rotatorien ist nicht zu erkennen.

Adulte Copepoden scheinen mit den übrigen Planktonarten in keinerlei Wechselwirkung zu stehen, weder bewirkt ihre Häufigkeit Änderungen der Selektivwerte, noch ist ihre Sterblichkeit von den Häufigkeiten anderer bestimmt. Das gleiche gilt für ihre Nauplien.

Cladoceren, die insgesamt von den Fischen bevorzugt waren, beeinflussen mit ihrer Abundanz erwartungsgemäß die Selektion nach den "unattraktiveren" Rotatorien negativ, sie werden als die bessere Alternative bevorzugt. Keinen Effekt aber haben sie auf die Indizes der Copepoden. Die Selektion nach Cladoceren insgesamt ist von keiner anderen Planktonart abhängig, lediglich innerhalb dieser Gruppe ist die Tendenz zu erkennen, daß größere Arten (*Daphnia*) die Selektion gegen kleinere (*Bosmina*, *Diaphanosoma*) mitbestimmen, nicht aber von deren Häufigkeit betroffen werden.

Sie sind in jedem Falle die am stärksten selektierte Beute, gleichgültig, welche Alternativen im Plankton noch vorhanden sind. Entsprechendes gilt auch für die Beziehung innerhalb der Daphnien zwischen den Arten *D. HYALINA* und *D. CUCULLATA*. Erstere verringert mit zunehmender Abundanz die Selektion nach *D. CUCULLATA*, wird aber umgekehrt nicht signifikant durch deren Häufigkeit geschützt.

Zusammengefaßt ergibt sich also das Ergebnis, daß grundsätzlich die Arten im Plankton gegenseitig ihre Sterblichkeit durch die Fische beeinflussen, wobei die Häufigkeit großer Arten die Selektion gegen kleine negativ beeinflußt. Keine

signifikante Auswirkung hat die Abundanz kleiner Arten auf die Selektion gegen große. Offenbar völlig unabhängig davon sind die Copepoden, deren Häufigkeit auch keinerlei Einfluß auf die Selektion nach anderen Arten zeigt.

3.3 Diskussion

Eine große Anzahl von Autoren hat das Problem der Nahrungselektivität von Fischen im Zooplankton in Laborexperimenten behandelt (Ivlev 1961, Bohl 1974, O'Brian 1976, Jacobs 1978 b, Vinyard 1979) und etliche Vorstellungen über ihre Kriterien, Wirkungsweise und Ausmaße entwickelt. Die Absicht meiner Arbeit war es, mit größtmöglichem Bezug zur typischen Freilandsituation derartige Vorstellungen aufzugreifen, und Hinweise auf ihre Bedeutung im See zu erhalten. Es liegt auf der Hand, daß nicht alle Fragen unmittelbar im Freiland durch Experiment oder Beobachtung zu behandeln möglich war, so etwa das Problem von Fluchtfähigkeit und Sichtbarkeit der Plankter als selektierender Faktor. Deshalb bemühte ich mich, flankierende Laborversuche aufzubauen, die aber soweit ich es beurteilen konnte, möglichst nahe an den Verhältnissen im See orientiert waren, und eher als Ergänzung und Interpretationshilfen zu den Freiland-Daten dienen sollten, als zur Entwicklung neuer Modelle. Aus diesem Grunde wurde auf die Verwendung "klassischer" Laborfische (Guppies oder Elritzen) verzichtet, da in früheren Versuchen die Erfahrung gemacht wurde, daß diese Tiere zwar erheblich leichter zu hantieren sind, aber mitunter zu schnell für die Laborsituation spezifische Verhaltensweisen annehmen, die möglicherweise wenig mit denen in ihrem ursprünglichen Habitat gemeinsam haben. Im Gegensatz dazu zeigten sich die als Planktonfresser in den süddeutschen Seen sehr typischen Rotfedern im Experiment als sehr wenig für das Erlernen laborspezifischen Verhaltens (Anschwimmen

der fütternden Hand, Futtersuche an bestimmten Stellen im Becken usw.) anfällig, was den Nachteil ihrer langwierigen und manchmal erfolglosen Eingewöhnung an das Versuchsgefäß ausglich. Der Wert dieser Laborversuche läßt sich wohl daran messen, daß in keinem Fall ihre Ergebnisse im Widerspruch zu den Freilandbefunden standen.

Der verwendete Versuchsaufbau sollte, soweit dies möglich war, die Situation im Pelagial simulieren, also keine sichtbaren Strukturen und diffuses Licht mit von der Wasseroberfläche nach unten abnehmender Intensität aufweisen. Störende Effekte durch das begrenzte Volumen der Anlage mußte ich in Kauf nehmen, um nahe genug für genaue Beobachtung an Fische und Plankton zu gelangen.

Bei der Betrachtung der Nahrungsselektivität im See selbst wäre es zweifellos begrüßenswert gewesen, eine Methode zu finden, bei der Anzahl, Art und Größe der zu untersuchenden Fische nicht vom Zufall des Fangerfolges bestimmt, und die Verweilzeit der Fische im Plankton besser rekonstruierbar gewesen wäre. Eigene Experimente mit in Käfigen im See versenkten ausgewählten Fischen lieferten aber wegen der großen Irritierbarkeit der verwendeten Arten bisher nur sehr unbefriedigende Ergebnisse, so daß ich die Untersuchung mit während des Fressens gänzlich unbeeinflussten Tieren vorziehen mußte. Dem die Osterseen betreuenden Fischereiverein "die Gesplißten" konnte es nicht zugemutet werden, daß in aufwendiger Weise größere Mengen von Fischen entnommen wurden (etwa mit Hilfe elektrischer Fanggeräte),

was andererseits zweifellos den Nachteil der Fang-Selektivität der Schleppnetz-Methode ausgeschaltet hätte.

Arbeiten über die Nahrungsselektivität von Fischen im Plankton beschränken sich meist darauf, Aussagen für einen See insgesamt aufzustellen (Parker 1971, Bryan 1972, Zaret 1975, Stenson 1976), ohne auf die räumliche Verteilung von Räuber und Beute, oder das zeitliche Muster der Freßaktivität einzugehen. Diese Parameter erweisen sich jedoch gerade wegen der täglichen Vertikalwanderung des Zooplanktons als für die Untersuchung der Selektivität sehr wesentlich. Dies gilt sowohl für marine Verhältnisse (Merret 1974) als besonders auch für den Osterseen vergleichbare Süßgewässer (Seitz 1977). Es konnte gezeigt werden, daß die Fische während ihrer Freßphase nachts in ihrer jeweiligen Schicht ein Nahrungsangebot vorfinden, das gegenüber dem Plankton des gesamten Sees bereits eine Auswahl darstellt. Die Wandergeschwindigkeit der Zooplankter, und damit ihre vertikale Einschichtung, wird wesentlich von der Änderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität gesteuert (Siebeck 1960, McNaught und Hasler 1964), während sich die Fische nach meinen Ergebnissen nach der absoluten Lichtintensität orientieren. Da je nach Witterung, Jahreszeit und Wassertrübung Änderungsgeschwindigkeit und nächtliche Intensität des Lichtes im See unabhängig voneinander sind, ist nicht zu erwarten, daß die Fische im gleichen See jede Nacht auf ein identisches Nahrungsangebot stoßen. Die Richtung der Selektion durch die verschiedenen Einschichtungsmodalitäten von Räuber und Beute im See wird daher sicher keine Regulation

innerhalb des Systems finden, sondern von zufälligen Witterungsereignissen bestimmt sein.

Da Fische als poikilotherme Tiere in der Effizienz ihres Beutefanges sowie in ihrer gesamten Aktivität wesentlich von der Wassertemperatur abhängig sind (Reddy 1975), ist eine Verlängerung der Freßzeit bei geringen Temperaturen zu erwarten, wie sie auch im jahreszeitlichen Wechsel gefunden wurde. Bekanntlich bleibt die vertikale Schichtung des Zooplanktons während der Nacht nicht absolut stabil, sondern unterliegt kleineren Schwankungen ("mitternächtliches Absinken"), die immerhin eine Amplitude von mehreren Metern haben können. Somit verändert sich in kühlen Jahreszeiten unter Umständen während der Freßphase das Nahrungsangebot durch vertikale Planktonverschiebung, denen die Fische nicht folgen. Auf diese Komplikation konnte ich nicht eingehen, was in Anbetracht der Tatsache, daß die hauptsächliche Belastung des Planktons durch die Fische im Sommer anzusetzen ist (Hall 1971), also zu einer Zeit kurzer Freßphasen, keinen großen Fehler darstellen dürfte.

Unterstützt durch die Ergebnisse der Experimente mit geblenden Fischen sowie nach der mit dem Licht steigenden Freßrate intakter Tiere darf angenommen werden, daß im See die optische Ortung des Planktons vorherrscht. Die starke Durchsichtigkeit vieler Zooplanktonarten erscheint somit als besondere Anpassung an den Räuberdruck verständlich. Zaret und Kerfoot (1975) liefern an Bismina Indizien dafür, daß der größte Teil des Körpers der Beute für den Fische

nahezu unsichtbar ist, selektiert wird nur nach der Größe einzelner gefärbter Strukturen (z. B. Auge).

Entsprechend führt Mellors (1975) die erhöhte Mortalität durch Fische bei Ephippien tragenden Daphnien wegen deren starker Färbung nicht zuletzt auf ihre bessere Sichtbarkeit zurück. Es kann somit angenommen werden, daß, gerade in Anbetracht der geringen Lichtintensitäten während der Freßphase im See, durch Färbung bedingte Sichtbarkeit der verschiedenen Arten stark selektierend wirkt, ohne daß die Fische selbst diese Selektivität aktiv beeinflussen. Unter diesem Gesichtspunkt ist es auffallend, daß besonders große und langsam bewegliche Arten (*Leptodora*, *Daphnia*) eine ganz besonders geringe Färbung aufweisen, während schnelle und gut fluchtfähige Typen (*Copepoden*) oft erheblich kräftiger gefärbt sind.

Kaum Zweifel kann es darüber geben, daß eben diese Fähigkeit zur Flucht als selektierendes Moment eine große Wirksamkeit besitzt. Sowohl die Laborexperimente mit *Copepoden*, *Daphnien* und *Bosminen*, als auch die Verteilung der Artenhäufigkeiten in den Fischdärmen (geringer Anteil der *Copepoden*) weisen darauf hin. Strickler (1978) demonstriert an einem simulierten Fischmaul die Wirksamkeit dieses Mechanismus, wobei er eine Skala der Fluchtfähigkeit einzelner Planktonarten aufstellt, die sehr gut mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Mückenlarven der Gattung *Chaoborus* sind in seinen Versuchen unter den besten Entkommern. Diese Tiere fand ich trotz Dichten bis zu einigen Hundert Indivi-

duen pro m² Seefläche so gut wie nie in den Fischdärmen, obwohl sie von Aquarienfischen mit besseren Fangchancen mit Vorliebe verzehrt wurden. In Stricklers Skala folgen auf Chaoborus Calanoiden, Cyclopoiden, Daphnien und zuletzt die kaum mehr fluchtfähige CERIODAPHNIA RETICULATA. In einer anderen Arbeit mit Copepoden gibt Strickler (1975) Hinweise dafür, daß gute Fluchtfähigkeit nicht nur durch schnelle Bewegungsweise sondern auch durch ein besseres mechanisches Ortungsvermögen der Plankter gefördert werden kann.

Obwohl die Frage der Fluchtfähigkeit als selektierender Faktor im See selbst nicht direkt behandelt werden konnte, deuten die Ergebnisse der Darmanalysen darauf sehr wohl hin. Meine Methode war nicht fein genug, um einen Beitrag zu der nach Jacobs (1967) wirksamen Funktion der Zyclomorphose der Daphnien auf ihre Fluchtfähigkeit zu liefern.

Alle diese Mechanismen als die Planktonzusammensetzung regulierende Faktoren anzusehen, fällt schwer, da sie keinerlei Rückkoppelungs-Mechanismen erkennen lassen. Schichtungsverhältnisse sind vom Zufall der Witterung bestimmt, Sichtbarkeit und Fluchtfähigkeit dagegen, abgesehen von ihrer Veränderbarkeit durch Evolution, mehr oder weniger unveränderliche Eigenschaften der Plankter, die keinesfalls durch Dichte, Häufigkeiten usw. im Plankton reguliert werden können.

Demgegenüber wäre eine solche Regulation durch aktive Selektivität der Fische vorstellbar, sofern Richtung und Ausmaß dieser Selektivität durch das Planktonangebot beeinflussbar

sind.

Daß Fische grundsätzlich aktiv auswählen können, und sich dabei sowohl zwischen und innerhalb der Planktonarten wesentlich an der Größe der Beute orientieren, ist in vielen Arbeiten gezeigt worden (Ivlev 1961, Werner 1974, Bohl 1974, Zaret 1975, O'Brian 1976).

Die Art SCARDINIUS ERYTHROPHTALAMUS in meinen Versuchen verhielt sich in keiner Weise anders. Daran anzuschließen war jedoch die Frage, wie weit und wodurch diese Selektivität zu verändern ist. Nach meinen Unterlagen ergaben sich weder zwischen den untersuchten Fischarten, noch zwischen ihren verschiedenen Jugendstadien signifikante Unterschiede in der Selektivität. Teilweise mag das daran liegen, daß selektierende Faktoren wie Einschichtung, Sichtbarkeit und Fluchtfähigkeit des Planktons von den Fischen unabhängig wirkten, zum anderen ist es jedoch sicher auch darauf zurückzuführen, daß sich die Fische sehr gleichartig verhielten. Das Planktonangebot in den Osterseen war offenbar so reichhaltig, daß eine Nischentrennung durch Nahrungskonkurrenz nicht gefördert wurde. Daß jedoch unter anderen Bedingungen ein solcher Wechsel der Nahrungsausnutzung eintreten kann, zeigt Hofer (1978) an Rutilus.

Der einfachste Mechanismus einer aktiven Selektivität, der keine Lernleistung erfordert, ist die Auswahl aus einem Angebot gleichzeitig sichtbarer Beutetypen, etwa nach ihrer relativen Größe. Die Schärfe dieser Auswahl sollte mit der

Anzahl gleichzeitig sichtbarer Individuen steigen, unter konstanten Sichtbedingungen also mit ihrer Dichte.

Genau dieses Ergebnis fand ich in den Laborversuchen, im Freiland zumindest angedeutet. Man kann also davon ausgehen, daß die Fische sehr stark vergleichend selektieren. Dies sollte sich z. B. auswirken in einer Beziehung zwischen dem Selektivwert einer "unattraktiven" Planktonart A zu den Häufigkeiten anderer Arten, wobei nur "attraktivere" Arten bevorzugt, und damit der Selektivwert der Art A gedrückt werden müßte. Im Fall einer größeren Attraktivität von A dürfte es bei einer im wesentlichen auf Vergleich beruhenden Selektivität keine Rolle spielen, wie viele gleichwertige oder mindere Arten noch vorhanden sind. In jedem Fall sollte die Art A weitestmöglich bevorzugt werden. Für diese Ansicht fanden sich Indizien in der allgemein geringen Abhängigkeit zwischen Häufigkeit und D-Wert innerhalb einer Art, sowie dem Ergebnis, daß die Selektivwerte großer Arten nicht von den Häufigkeiten kleinerer beeinflusst waren, umgekehrt jedoch sehr wohl. Es handelt sich hierbei um einen Schutz des Plankters mit geringem Freßwert durch die Anwesenheit eines attraktiveren (Jacobs 1978 b).

Über diese Selektion nur durch Vergleich hinaus ergaben sich jedoch Hinweise darauf, daß die Fische zu gewissen Lernleistungen fähig sind.

Schließt man eine reflexartige Reaktion des Freßverhaltens auf eine jeweilige Häufigkeitsverteilung im Plankton aus,

so kann die hoch signifikante Beziehung zwischen der Abundanz von KERATELLA QUADRATA zu ihrem D-Wert auf die Entwicklung eines Suchbildes beim Fisch hindeuten, dessen Festigkeit mit der Anzahl erfolgreicher Beutekontakte pro Zeit, also mit der Häufigkeit von Keratella, steigt.

Große relative Abundanz von Keratella ist zwangsweise mit geringer Abundanz anderer Arten, somit auch mit einem geringeren Anteil an "wertvolleren" Beutearten verbunden, so daß es vorteilhaft für den Fisch ist, sich auf diese Art zu spezialisieren.

In umgekehrter Weise sinkt der D-Wert der Copepoden mit ihrer steigenden Häufigkeit, ein zunächst widersprüchliches Ergebnis, denn auch Copepoden als relativ große Plankter sollten eine lohnende Beute darstellen, auf die sich zu spezialisieren sinnvoll wäre. Die Arbeit von Cinyard (1979) zeigt im Laborversuch, daß Fische aus ihren durch die extreme Fluchtfähigkeit der Copepoden negativen Erfahrungen insofern lernen können, als sie diesen Typ meiden. Dieses Lernen wird natürlicherweise mit zunehmender Häufigkeit der Copepoden gefestigt. Die signifikant negative Beziehung der Häufigkeit der Copepoden zu ihren selektivitätsindizes könnte auf solch einem Phänomen beruhen.

Die große Komplexität der Beziehung zwischen Fisch und Zooplankton ließ es von vorneherein nicht hoffen, eine quantitative Abschätzung der Einflüsse der einzelnen selektierenden Mechanismen zu gewinnen.

Sucht man jedoch den Schlüssel zu Regulation der Zooplankton-Zusammensetzung in der selektiven Räuberwirkung der Fische, so dürfte die aktive Selektivität der Fische die einzige Lösung darstellen.

Zwar liegt in dem Ergebnis, daß in hohem Maße der relative Vergleich in der Nahrungsselektivität die wesentliche Rolle spielt, keine Möglichkeit einer Regulation, es wurden jedoch Anzeichen für eine Häufigkeitsabhängigkeit der Selektion gefunden, die es noch durch weitere Laborexperimente zu erhärten gilt. Bewirkt die Zunahme einer Planktonart die Formung eines Suchbildes beim Fisch, wodurch der Räuberdruck auf diese Art steigt, erscheint eine Rückkoppelung, und damit eine Regulation grundsätzlich denkbar.

4 Zusammenfassung

Ausgehend von der Annahme, daß die Artenzusammensetzung im Zooplankton in den Seen der gemäßigten Zone in wesentlichem Ausmaße durch die selektive Räuberwirkung von Fischen beeinflußt wird, wurde versucht, festzustellen, auf welche Weise ein solcher selektiver Effekt zustande kommen kann.

Dabei wurden Beobachtungen im Freiland (an im wesentlichen acht der Osterseen in Oberbayern) kombiniert mit Laborexperimenten.

In Anbetracht der ungleichen vertikalen Verteilung der verschiedenen Planktonarten wurde die Notwendigkeit erkannt, die Tagesrhythmik der Raumverteilung und Freßaktivität der in den untersuchten Seen vorherrschenden planktivoren Fischarten RUTILUS RUTILUS, SCARDINIUS ERYTHROPTALAMUS, ABRAMIS BRAMA und ALBURNUS ALBURNUS zu untersuchen.

Dabei ergaben sich folgende Erkenntnisse:

- Die Fische suchen nur nachts das Pelagial auf, tagsüber halten sie sich im Uferbereich auf.
- Die Wanderung ins Pelagial erfolgt in horizontaler Richtung mit einer geringen vertikalen Komponente.
- Horizontale und vertikale Wandergeschwindigkeit werden von der Änderungsgeschwindigkeit der Lichtintensität in Morgen- und Abenddämmerung beeinflußt.

- Die Dauer des nächtlichen Pelagialaufenthaltes ist nicht endogen gesteuert, sondern durch die Länge der Dunkelpphase bestimmt, und unterliegt somit jahreszeitlichen Schwankungen.
- Während der Nacht sind die Fische im Pelagial nicht gleichmäßig verteilt, sondern treten in einer streng abgegrenzten horizontalen Schicht auf.
- Die vertikale Lage und Stärke dieser Schicht richtet sich nach der absoluten Lichtintensität im Wasser (im Bereich von 10^{-3} Lux) und ist damit sehr stark von der Transparenz des Wassers bestimmt.
- Die Freßaktivität der Fische unterliegt einer Tagesrhythmik, die der Aufenthaltsrhythmik im Pelagial entspricht.
- Die Dauer der Freßphase scheint temperaturabhängig zu sein.
- Freß- und Wanderaktivität lassen im Winter nach.

Nach Kenntnis dieser Fakten konnte durch den Vergleich von Planktonproben und den Darminhalten von in den Seen gefangenen Fischen, sowie durch Freß- und Auswahl-Versuche eine Reihe von Faktoren gefunden werden, durch die die Planktonzusammensetzung im See durch den Einfluß der Fische selektiv werden kann:

- Durch das Einschichtungsverhalten der Fische ergibt sich eine durch die heterogene Verteilung des Planktons bedingte Auswahl an zugänglichen Beutetieren.
- Die nächtliche Freßaktivität fördert eine Selektion gut sichtbarer, d. h. größer oder wenig transparenter Planktonarten.

- Die unterschiedlichen Bewegungsweisen der Plankter bewirken durch die damit verbundene unterschiedliche Fluchtfähigkeit eine selektive Wirkung der Fische.
- Die Fische sind in der Lage, aktiv bestimmte Beutetypen auszuwählen, wobei ein wesentliches Kriterium die Größe der Plankter ist.

Des weiteren wurde untersucht, von welchen Faktoren das Beutewahlverhalten der Fische bestimmt wird. Es ergab sich, daß

- Die Schärfe der Selektivität der Fische mit der Planktondichte zunimmt.
- Die Größe der Fische innerhalb der untersuchten Altersklassen auf die Selektivität keinen Einfluß hat.
- Die untersuchten Fischarten sich bezüglich ihres Beutewahlverhaltens nicht unterscheiden.
- Die Selektion gegen die verschiedenen Planktonarten sowohl von ihrer eigenen relativen Häufigkeit, als auch von der der anderen Arten abhängig ist.

Die Orientierungsweise der Fische und die Bedeutung ihrer Aktivitätsrhythmik wird diskutiert.

Es wird versucht, die verschiedenen Komponenten der selektiven Wirkung der Fische auf das Zooplankton bezüglich ihrer Möglichkeiten zur Regulation des Planktons abzuwägen.

- Ali, N. A. 1959: The ocular structure, retinomotor and photobehavioural responses of the juvenile Pacific Salmon.
Can. J. Zool. 37 pp 965 - 996.
- Archibald, C. P. 1975: Experimental observations on the effects of predation by goldfish *Carassius auratus* on the zooplankton of a small saline lake.
J. Fish. Res. Board Can. 32 (9) pp 1589 - 1594.
- Baumann, P. C. and Kitchell, J. F. 1974: Diel patterns of distribution and feeding of bluegill *Lepomis macrochirus* in Lake Wingra Wisconsin USA.
Trans. Am. Fish. Soc. 103 (2) pp 255 - 260.
- Begg, G. W. 1976: The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba, Rhodesia.
Limnology and Oceanography 21 (4) pp 529 - 539.
- Blaxter, J. H. S. 1973: Do fishes have an absolute sense of light intensity?
Vision research 13 (2) pp 719 - 729.
- Bohl, E. 1974: Untersuchungen über die Mortalität der sympatrischen Daphnienarten *D. Hyalina* und *D. cucullata* (Crustacea, Cladocera) durch Fischfraß unter besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität.
Diplomarbeit in Zoologie an der Universität München.

- Brooks, J. L. and Dodson, S. J. 1965: Predation, body size and composition of plankton.
Science 150 pp 28 - 35.
- Casselman, J. M. and Harvey, H. H. 1973: Fish traps of clear plastic.
The Progressive Fish-Culturist 35 (4) pp 218 - 220.
- Clarke, G. L. 1954: Elements of Ecology
John Wiley & Sons (eds) New York.
- Dembinski, W. 1970: Vertical distribution of vendace
Coregonus albula L. and other pelagic fish species in some Polish lakes.
J. Fish. Biol. 3 pp 341 - 357.
- Eggers, D. M. 1977: Prey selection by planktivorous fish.
Ecology 58 pp 46 - 59.
- Hall, D. 1971: Predator-prey relationship between yellow perch and Daphnia in a large temperate lake.
Trans. Am. Micros. Soc. 90 pp 106 - 107.
- Herbst, H. V. 1962: Blattfußkrebse
Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart 130 p.
- Hobson, E. S. 1970: Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California.
Copeia 3 pp 291 - 301.
- Hofer, R. 1978: Einfluß der Rotaugenpopulation auf den Charabestand des Möserer Sees.
Österreichs Fischerei 1 pp 12 - 17.
- Hrbáček, H. 1960: Fishstock as a protective agent in the occurrence of slow developing dwarf species of the genus Daphnia.
Int. Rev. Hydrobiol. 45 pp 355 - 358.

Hutchinson, G. E. 1961: The paradox of the plankton.

Am. Nat. 95 pp 137 - 145.

Ivlev, V. W. 1961: Experimental ecology of the feeding of fishes.

Yale Univ. Press. Hew Haven, Connecticut 302 p.

Jacobs, J. 1967: Untersuchungen zur Funktion und Evolution des Zyklomorphose bei Daphnia, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische.

Arch. Hydrobiol. 62 pp 467 - 541.

Jacobs, J. 1974: Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index.

Oecologia 14 pp 413 - 417.

Jacobs, J. 1978: Coexistence of similar species by differential adaptation to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities.

a, I, a model

Oecologia 29 pp 233 - 247.

b, III, Laboratory experiments.

Oecologia 35 pp 35 - 54.

Jacobs, J. 1979: The influence of prey size, light intensity, and alternative prey, on the selectivity of plankton feeding fish.

Verh. Internat. Verein. Limnol. 20 (Kopenhagen) pp 2461 - 2466.

Karst, H. 1968: Unter water observations of social grouping fresh water fishes in the non-breeding season.

Int. Rev. Hydrobiol. 53 pp 573 - 599.

Kiefer, F. 1973: Ruderfußkrebse

Frankh'sche Verlangshandlung Stuttgart 99 p.

Kucklentz, V. 1975: Untersuchungen über selektives Fressen
bei Forellen und Elritzen.

Doktorarbeit in Zoologie an der Universität München.

McNaught und Hasler, A. D. 1964: Rate of movement of populations of *Daphnia* in relation to changes in light intensity.

J. Fish. Res. Board. Can. 21 pp 291 - 318.

Mellors, W. K. 1975: Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion.

Ecology 56 pp 974 - 980.

Melzer, A. 1976: Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen.

Dissertationes Botanicae 34

Verlag J. Cramer, Vaduz.

Müller, K. 1969: Die Tagesperiodik bei Fischen.

Österreichs Fischerei 1 pp 6 - 9.

Narver, D. W. 1970: Diel vertical movements of underyearling sockeye salmon in Babine Lake, British Columbia.

J. Fish. Res. 27 pp 281 - 316.

O'Brian, W. J. 1976: Apparent size as the determinant of prey selection by blegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).

Ecology 57 pp 1304 - 1310.

Scharrer, E. 1928: Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen.

Z. f. vergl. Physiol. 7 pp 1 - 38.

Schnurmann, F. 1920: Untersuchungen an Elritzen über Farbenwechsel und Lichtsinn der Fische.

Z. f. Biologie 71 pp 65 - 98.

Schüler, F. 1954: Über die echographische Aufzeichnung des Verhaltens von Meeresfischen während der Sonnenfinsternis vom 30. Juni 1954.

Dt. Hydrogr. Z. 7 pp 141 - 143.

Seitz, A. 1977: Die Bedeutung von Umweltfaktoren, Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen für die Koexistenz dreier Daphnienarten.

Doktorarbeit in Zoologie an der Universität München.

Siebeck, O. 1960: Untersuchungen über die Vertikalwanderung planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse.

Int. Rev. Hydrobiol. 45 pp 381 - 454.

Stenson, J. 1976: Significance of predator influence on composition of *Bosmina* spp populations.

Limnol. & Oceanogr. 21 pp 814 - 822.

Strickler, R. 1975: Intra- and interspecific information flow among planktonic copepods: receptors.

Int. Verh. Theor. Angew. Limnol. Verh. 19

pp 2951 - 2958.

Strickler, R. 1978: Capture probability: The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish.

J. Fish. Res. Board Can. 35 pp 1370 - 1373.

Tucker, M. J. 1961: Narrow beam echo-ranger for fishery and geological investigation.

Brit. J. Appl. Phys. 12 pp 103 - 110.

Vinyard, G. L. 1979: Differential prey vulnerability and predator selectivity: The effects of evasive prey on sunfish (*Lepomis*) predation.

In Vorbereitung.

Wales, W. 1975: Extraretinal control of vertical migration. *Nature* 253 pp 42 - 43.

Werner E. E. und Hall, J. D. 1974: Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55 pp 1042 - 1052.

Wunder, W. 1932: Wie gängen planktonfressende Fische ihre Nahrungstiere? Versuche an Karpfen. *Z. f. vergl. Physiol.* 17 pp 304 - 336.

Zaret, T. M. 1972: Predators, invisible prey and the nature of polymorphism in the Cladocera. *Limnol. & Oceanogr.* 17 pp 171 - 184.

Zaret, T. M. und Kerfoot, W. C. 1975: Fish predation on *Bosmina longirostris*: Body size versus visibility selection. *Ecology* 56 pp 232 - 237.

Zaret, T. M. und Suffern, J. S. 1976: Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. & Oceanogr.* 21 pp 804 - 813.

Zorell, F. 1941: Beiträge zur Kenntnis der oberbayerischen Osterseen. *Mitt. Geogr. Ges. München* 33 pp 19 - 41.

Lebenslauf

Am 1. Mai 1949 wurde ich als drittes Kind der Eheleute Helmut Bohl und Erika Bohl (geborene Schmieden) in München geboren.

Von 1955 bis 1959 besuchte ich die Volksschule in München-Solln und in Planegg bei München.

1959 trat ich in den neusprachlichen Zweig des Wittelsbacher Gymnasiums in München ein. Dort legte ich 1968 die Reifeprüfung mit Erfolg ab.

Im Wintersemester 1968/69 begann ich an der Universität München das Studium der Biologie. Dort legte ich im Wintersemester 1970/71 die Diplom-Vorprüfung, und im Wintersemester 1972/73 die Diplom-Hauptprüfung für Biologen ab, die Diplomarbeit schloß ich 1974 ab.

Von November 1974 bis Januar 1976 leistete ich den zivilen Ersatzdienst im Nervenkrankenhaus Haar bei München.

Nach Beendigung des Ersatzdienstes kehrte ich an das Zoologische Institut der Universität München zurück und begann mit meiner Dissertation.

Seit 1976 war ich am Institut als wissenschaftliche Hilfskraft, seit Herbst 1977 als Verwalter der Dienstgeschäfte eines wissenschaftlichen Assistenten beschäftigt.

München, den 20. Juni 1979

